

INDIAN AGRICULTURAL RESEARCH INSTITUTE



LIBRARY
New Delhi

Call No. _____

Acc. No. _____

1

2

3

4

5

CHROMOSOME AND CHROMOSOME MORPHOLOGY IN PLANTAGINACEAE I

— by

D. McCULLAGH, M.Sc.

Armstrong College, Newcastle upon Tyne

(Received for publication January 31st, 1934)

With 7 textfigures

INTRODUCTION

The relation between taxonomy, and systematic classification based on cytological investigation always offers an interesting field for research. Though there is not a great amount of variation amongst the species of *Plantaginaceae*, the subject is interesting on account of the possibility of proving the validity of the position at present allocated to the family, among the *Tubiflorae*.

A few of the 200 species of *Plantaginaceae* are shrubby, but the great majority are annual or perennial herbs. The family has a world wide distribution, some species inhabiting three continents, while in restricted areas numerous endemic species are also known. The species show common variation, but with one or two exceptions the varieties do not prove to be of much cytological interest. There are three genera, the monotypic genus *Bougeria*, which is confined to the High Peruvian Andes, *Litorella* with 2 species from Europe and arctic America, and the large genus *Plantago*. Forty species of *Plantago* have been examined for this paper, of which twenty-three are cytologically investigated for the first time. The somatic chromosomes are particularly well adapted for this study as they are few in number, comparatively large and have very definite external characteristics. Previous work has been done on this genus by a number of

investigators but in no case has the chromosome structure been examined in detail. HEITZ (1927) studied the chromosome number of 26 species but his few drawings offer little chance of comparing the structure of individual chromosomes in the different species. SINOTO (1925) has compared the histology of two *Plantago* species but again gives drawings of metaphase plates with no reference to the chromosome morphology. EKSTRAND (1918) in his paper „Zur Zytologie und Embryologie der Gattung *Plantago*“ found some very interesting facts about the reduction division of *P. major*, and counted the chromosome numbers of four other species, but does not give drawings of these. Hence, although many of the species have been examined before, their chromosome morphology is little known.

In a few instances, genera and species of a family can be classified according to the chromosome number alone, especially when there is one base number and the degrees of polyploidy separate the sections, but it is only since the advent of the study of chromosome morphology, that the systematic possibilities of the chromosome complement itself have been realised, and this allows much more opportunity for classifying than do mere numbers. The application of morphological peculiarities of the idiogram for systematical purposes was first recognised by NAWASCHIN's school (1914), and in recent times has been principally represented by publications of DELAUNAY (1926, 1929), LEWITSKY (1929, 1932), LEWITSKY and TRON (1930), and TAYLOR (1924, 1925), with others. Not only are chromosomes useful for the purposes of classification, but in many cases evolution of the species can be traced through the types of chromosomes present in a given complement (NAWASCHIN 1932). It was hoped in this manner to be able to throw some light upon the phylogeny of the genus *Plantago* but so far only a few significant results have emerged.

METHOD OF PREPARATION

Some metaphases of root tips exclusively have been used for chromosome counts and morphological studies. In most cases material was obtained from plants 2 or 3 months old, as this was found to be more satisfactory than the roots of very young seedlings. With two or three exceptions, the plants were grown from seed obtained from Botanical Gardens from all over western Europe, Asia, and in two

has no connection with the attachment of the spindle fibres, and is a example of the akinetic constrictions referred to by DELAUNAY (1929). Up to the present time their significance is not well understood, but it is obvious that they must be sharply distinguished from primary or spindle fibre constrictions. The majority of species investigated, show at least one pair of chromosomes in which no constriction is observed. One presumes that here the spindle fibre attachment is terminal. According to NAWASCHIN (1916), the attachment is never terminal, and there are always two limbs to each chromosome, though one may be so small that it appears as a minute granule on the chromosome end. TAYLOR (1925, 26) who has discussed fully the kinds of constrictions, has also failed to find a case among any of the median or large chromosome types studied which had a truly terminal fibre attachment, and he is inclined to the opinion that an actual constriction zone or related structural differentiation is always present and can be demonstrated by suitable means; however, in spite of rigid examination, the one-limbed chromosomes of *Plantago* species cannot be further resolved. Many species possess satellited chromosomes; with few exceptions the satellites are round and the size varies considerably, but never exceeds $1.0\ \mu$, and in individual species the diameter of the satellite is never more, and generally less, than the breadth of the chromosome. In every case the satellite is attached by a thread to a chromosome with terminal spindle fibre attachment. Fig. 3d is a side view of an anaphase clearly showing such a chromosome being drawn to the pole with the satellite at the posterior end. In many metaphase plates, the satellited chromosomes are bent, sometimes into a complete U, but a constriction has never been observed and such curvatures are not constant. The largest satellites are seen in *P. amplexicaulis*; this species is the only diploid so far investigated to have four satellited chromosomes. Tetraploid species possessing satellites may have one or two pairs. The origin of the species may account for this diversity.

Thus in species of *Plantago* we can distinguish six different chromosome types, and for the purpose of chromosome comparison, some sort of a classification must be adopted. Here a modification is used of that employed by DELAUNAY, which is based on relative size. He divided the chromosomes into groups, respectively described as large, medium-sized, and small; to each type of chromosome, he gave a

Species	No.	Section XI. Cleio-	
— var. <i>altissima</i> DCNE		santha.	
München	96*	<i>P. Candollei</i> RAP.	12
— var. <i>d'Urvilleana</i>	24*	<i>P. hirtella</i> KTH.	24*
<i>P. argentea</i> CHAIX	12*		
<i>P. Lusitanica</i> L.	12	Section XII. Novor-	
<i>P. Lagopus</i> L.	12	bis.	
		<i>P. tomentosa</i> LAM.	24*
Section VII. Bau-			
phula.		Section XIII. Leu-	
<i>P. amplexicaulis</i> CAV.	10	copsyllium.	
		<i>P. Patagonica</i> JACQ.	24*
Section VIII. Orea-		<i>P. lagocephala</i> BGE.	12*
des.		<i>P. ovata</i> FORSK.	8
<i>P. saxatilis</i> BIEB.	12	<i>P. Bellardi</i> ALL.	10
<i>P. montana</i> LAM.	12	<i>P. Cretica</i> L.	10
<i>P. nivalis</i> BOISS.	12*	<i>P. albicans</i> L.	12
<i>P. fuscescens</i> JORD.	24*	<i>P. sericea</i> W. and K.	12-14
Section IX. Mesem-			
brynia.		Section XIV. Psyl-	
<i>P. Raoullii</i> DCNE.	18*	lium.	
		<i>P. arborescens</i> POIR.	12*
Section X. Lepto-		<i>P. Cynops</i> L.	12
stachys.		<i>P. Psyllium</i> L.	12
<i>P. gentianoides</i> SMTH.	12*	<i>P. arenaria</i> W. & K.	12
		<i>P. indica</i> L.	12

CHROMOSOME MORPHOLOGY

Variation in shape of chromosomes in *Plantago* is very marked, and makes it possible to identify individual chromosomes even when they do not differ in size. Nearly all the chromosomes are characterised by having the constriction which corresponds to the spindle fibre attachment in a definite position, constant for the species. This may be median, sub-median or sub-terminal, producing V-shaped, J-shaped or „knobbed”-chromosomes respectively. Twenty-nine of the species examined showed a pair of chromosomes with two constrictions, a spindle fibre constriction and a secondary constriction, which latter

letter and where there are several pairs of one type of chromosome, that fact may be emphasised by putting a figure under the letter, (e.g. B, B₁, B₂). For chromosomes which differed in size but had the same position of constriction, DELAUNAY used capital and small letters to differentiate them (e.g. A, a) but here only capital letters are used; in such a case the two types are distinguished by A₁ and A₂.

The symbols used in this paper are as follows:

A^x, satellited chromosomes with terminal spindle fibre attachment.

A, non-satellited " " " " " "

B, chromosomes with sub-terminal " " "

C, chromosomes with sub-median " " "

D, chromosomes with median " " "

C^x, chromosomes with both primary and secondary constrictions.

It should be mentioned here that in one species only, viz. the tetraploid *P. fuscescens*, four C-type chromosomes were found with the larger arm exceptionally long, and for the sake of contrast this type was termed C†. By using these symbols the diploid complement can be expressed as a formula: e.g. 2(A^x, A, B, D₁, D₂, C^x) represents *P. Psyllium*.

The graphic scheme of such a „set” or complement, with all the diversity of its structure, has been designated as an „idiogram”. It is by the comparison of such specific idiograms that a cytological classification has been arrived at. As LEWITSKY states in his paper on the Karyotype in Systematics (1931), „Instances of real coincidence of idiograms for whole large families have been known on one hand (ROBERTSON, 1916), and of a clear divergence of idiograms in adjacent species, thus characterised by different karyotypes, on the other (*Cucumis sativus* and *C. Melo*)”. It will be seen that *Plantago* falls between the two, for in most cases adjacent species have very similar if not identical idiograms, while less closely related forms have chromosomes differing more or less widely. The section corresponds as a rule with the karyotype; some cytological changes are followed by important morphological changes, and others by hardly noticeable external differences.

An aim was made to examine at least one species from every section of DECAISNE's classification, but, unfortunately, *Oreophytum* and *Dendriopsyllium* are not represented; however, these two sections together include only four species.

1. Polynuron

(See Fig. 1. a—g)

Species	Idiogram
<i>P. major</i> L.	2 (A ^x , B ₁ , B ₂ , B ₃ , C, D)
— var. <i>asiatica</i>	ditto
— — <i>monstrosa</i>	ditto
— — <i>purpurea</i>	2 (A, B ₁ , B ₂ , B ₃ , C, D)
<i>P. sp.</i> from WILLINGTON	2 (A ^x , B ₁ , B ₂ , B ₃ , C, D)
<i>P. tibetica</i> H. & TH.	ditto
<i>P. japonica</i> FR. & S.	4 (A ^x , A, B ₁ , B ₂ , C ₁ , C ₂ , D ₁ , D ₂ , C ^x)

DECAISNE divides the Polynuron section of ENGLER and PRANTL into two sections, Polynuron and Micropsyllium, the main distinctions being that the former possesses perennial species with exserted stamens, and the latter, annual species with the sexual organs enclosed within the flower. Unfortunately, a representative has not been obtainable for the Micropsyllium section, so that the cytology of the two sections has not been compared.

A very large variety of *P. major* was taken from a local garden. The leaves measured 25 cms. from base to the tip of the blade, and the inflorescence area of the spike was 30 cm. The whole plant stood 50 cms. high from the ground, otherwise it showed no differences from the ordinary *P. major* type. It is listed above under the name of *Plantago* sp., from WILLINGTON.

Very unfortunately in the preliminary paper, the species given as *P. major* was wrongly named and should have been *P. Camtschatica*.

With one exception as has been stated all the species possess the same idiogram. *P. major* v. *purpurascens* is unique in not having a pair of satellited chromosomes, their place being taken by a pair of A-type. There is a possibility that the satellites may be concealed under other chromosomes on the metaphase plate, but this is unlikely since twelve good plates were examined without any appearance of a satellite.

SINOTO (1925), examined cytologically *P. major* v. *asiatica* and *P. japonica*, and obtained 24 somatic chromosomes for *P. major* v. *asiatica* whereas the race examined for this paper was a diploid with 12.

Up to the present I have been unable to find any description of *P. japonica*, nor indeed any classification which includes it, so for convenience it can be mentioned here. Material supplied under the name of *P. japonica* has 36 somatic chromosomes. With this chromosome number the species may be diploid ($n=18$), triploid ($n=12$), tetraploid ($n=9$) or hexaploid ($n=6$). It was at first thought to be a hexaploid with an idiogram similar to other members of the *Polyneuron* section, but on re-examination it seemed more probable that a new series had been brought to light where $n=9$ and that *P. japonica* was a tetraploid of this order. The satellites are very small and there is a possibility that after all they may be only cell in-



FIG. 1. Polyneuron. a. *P. major*; b. *P. major* var. *asiatica*; c. *P. major* var. *monstrosa*; d. *P. major* var. *purpurascens*; e. *P. tibetica*; f. *Plantago* sp. WILKINGTON; g. *P. japonica*

clusions, although there does seem to be a definite attachment between granule and chromosome. The *P. japonica* examined by SINOTO had only 12 chromosomes, but IKENO (1929) states that elsewhere SINOTO gives the chromosome numbers as 36 for *P.*

japonica v. *polystachya*. It is thus possible that my plants may be incorrectly named.

There is no great variation in chromosome size among the species, though it is interesting to note that *P. major* (including all its varieties) is the only species in the section to have one pair of B-chromosomes with the long arm very much longer than it is in the other two pairs.

In only one other section, *Heptaneuron*, do species occur with three pairs of B-chromosomes; according to LEWITSKY (1931) this is sign of high development and will be discussed in the paragraph on the Evolution of the Species.

II. *Lamrosantha* DCNE

(See Fig. 2a)

Species	Idiogram
<i>P. media</i> L.	2 (A ^x , A) 4 (B ₁ , B ₂ , C, D ₁ , D ₂)

There is nothing exceptional about the chromosomes of this species, beyond the fact that this complement has not been observed in any other case. It will be interesting to examine other members of this section. Seed was obtained of *P. maxima* JACQ. but it failed to germinate. The plant is a tetraploid and all chromosome types are found in multiples of four with the exception of types A^x and A. Only two of each of these are found in each plate, which suggest that *P. media* originated as a hybrid.

III. *Heptaneuron* DCNE

(See Fig. 2b and c)

Species	Idiogram
<i>P. depressa</i> WILLD.	2 (A ^x , B ₁ , B ₂ , B ₃ , C, D)
<i>P. Camtschatica</i> CHAM.	2 (A ^x , A, B ₁ , B ₂ , B ₃ , C)

No instance of polyploidy has been recorded for this section. As in *Polyneuron*, the B-type of chromosome preponderates. The idiograms of the two species examined differ, for *P. depressa* has a pair of equi-armed chromosomes, type D, while *P. Camtschatica* lacks this

pair, but possesses two of type A in its place. There is a possibility that *P. depressa* may be incorrectly named, for up to the present it has not produced any flower, making verification difficult since the colour of the corolla is the distinguishing feature between this and the last section. *P. cornuti* which belongs to this section was shown by HEITZ to have 12 somatic chromosomes.

IV. Plantaginella DCNE

(See Fig. 2d)

Plantaginella corresponds to BARNÉOUD's *Oliganthos*, and all the species are confined to the southern hemisphere, Chili and Australasia in particular. Again only one species has been obtainable, and this has proved to be an octoploid, the only example

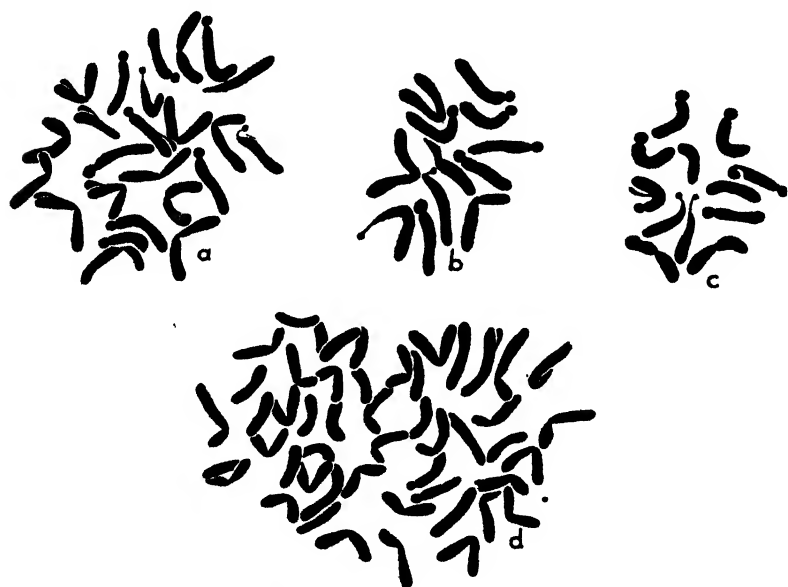


Fig. 2. *Lamrosantha*. a. *P. media*; Heptaneuron. b. *P. depressa*; c. *P. Camtschatica*; *Plantaginella*. d. *P. Brownii*

found in *Plantago*. Seeds of *P. Brownii* RAF. were obtained from the Botanic Gardens of Copenhagen, for three years in succession. Slides made from the first lot show both diploid and tetraploid roots, with idiograms of 2 (A^x , A, B, C, D, C^x) and 4 (A^x , A, B, C, D, C^x) re-

spectively, unfortunately this material died, before verification was complete, and so the exceptional result above cannot be used, and is only mentioned in the hope that in future one may again be fortunate enough to possess such anomalous plants, if indeed they were *P. Brownii*.

The working out of the chromosome complement was found to be quite impossible in the octoploid, owing to the entanglement of the chromosomes; one can only say that types C and D occur, but no satellites have been noticed.

V. *Coronopus* DCNE. (*Erianthus* BARNÉoud)

(See Fig. 3a—g)

Species	Idiogram
α . <i>P. alpina</i> L.	4 (A^x , A, B, C, D, C^x)
<i>P. serpentina</i> VILL.	4 (A_1 , A_2 , B, C, D, C^x)
<i>P. carinata</i> SCHRAD.	2 (A^x , A, B, C, D, C^x)
<i>P. crassifolia</i> FORSK.	4 ($A^x?$, A, B, C, D, C^x)
β . <i>P. serraria</i> L.	2 (A^x , A, B, C, D)
<i>P. coronopus</i> L.	2 (A^x , A, B, C, D).

This section possesses a greater variation in idiograms than any other examined. All authorities divide *Coronopus* into two divisions, according to the number of loculi in the capsule. It is interesting that the two species of division β differ from the rest by the lack of one pair of chromosomes, namely the C^x type. Whether *P. serraria* and *P. coronopus* are of a later or earlier origin than the rest of the species of the section will come under discussion further on. Division α contains evidence of polyploidy within the section, the only example to be found in the genus as arranged by DECAISNE.

Preparations of *P. coronopus* root-tips have been made from species obtained from two independent sources, one locally, and the other from the Botanic Garden of Tokyo. Both yielded exactly similar results.

The idiogram remains the same whether the species is diploid or tetraploid, and the chromosomes show little variation in the size.

Species of Division α show a tendency to greater length of chromosome, especially in the cases of *P. carinata* and *P. serpentina*. The A^x and A chromosomes of the former in particular, are among the longest

to be found in the genus. *P. serpentina* possesses long A, C and C^x chromosomes, but in contrast those of type B and D are rather under the normal size. In *P. alpina* the last two types are also small in comparison with the rest of the complement. On the other hand, with reference to length of chromosome, the two species of division β have chromosomes which are among the shortest to be found in the family. Chromosome breadth does not alter throughout the section.

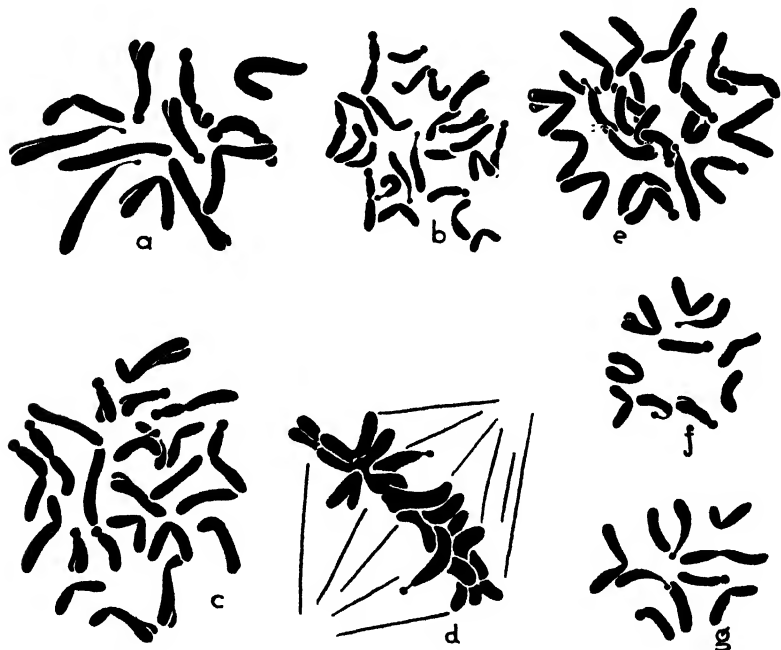


FIG. 3. *Coronopus*. a. *P. carinata*; b. *P. alpina*; c. *P. serpentina*; d. and e. *P. crassifolia*; f. *P. coronopus*; g. *P. serraria*

The number of satellites in *P. crassifolia* is uncertain. At first one thought they were completely absent in this species, but later, excellent side views of the metaphase and anaphase were found in which satellites were quite definitely present. On no occasion have four been observed in one division, but this does not necessarily mean that any are absent, for the clustering of the chromosomes may easily cause concealment; two have been seen at once, and in one case there is a possibility of a third. In the drawing given of this species, the satellites have been dotted in where they are doubtful.

VI. *Arnoglossum* DCNE

(See Fig. 4a—f)

Species	Idiogram
α . <i>P. lanceolata</i> L.	2 (A^x , B, C, D_1 , D_2 , C^x)
— v. <i>altissima</i> DCNE Bucharest	ditto
— — München	v. high polyploid.
<i>P. argentea</i> CHAIX	2 (A^x , B, C, D_1 , D_2 , C^x)
β . <i>P. Lusitanica</i> L.	ditto.
<i>P. Lagopus</i> L.	ditto.

Seeds of *P. Lusitanica* and *P. Lagopus* have been obtained from Montpellier and Copenhagen, and Kew, Lexington and Chelsea respectively, and the idiograms have corresponded in every case.

Again, authorities have sub-divided a section, this time the hairiness of the calyx being employed as the distinguishing feature. *P. Lusitanica* and *P. Lagopus* are thus separated from the rest of the section on account of the pubescent calyx; however, unlike the subdivisions of *Coronopus*, these divisions, and indeed all species of this section, show a remarkable similarity of chromosome complement, with the exception of a variety of *P. lanceolata*. This latter is a very variable species, but always in the course of its numerous varieties a remarkable constancy of the floral characters is retained, by means of which one can easily distinguish the type, hence it is surprising to find a high polyploid among its varieties. Material was supplied under the name of *P. altissima* L. (regarded by DECAISNE and recent authorities as a variety of *P. lanceolata* L.) from Bucharest and München. The first has the chromosome complement similar in every way to that of the ordinary species, the second shows a somatic number of 96, the highest yet recorded for *Plantaginaceae*. Unfortunately, although the leaves and general habits of the plants are undistinguishable from *P. lanceolata*, they have not yet flowered and thus their true verification is not complete. Other instances of high polyploidy in varieties are encountered in *P. japonica*, *Datura*, *Primula*, *Wistaria* and many others.

VII. *Bauphula* DCNE

(See Fig. 4g)

Species	Idiogram
<i>P. amplexicaulis</i> CAV.	2 (A^x_1 , A^x_2 , B, D, C x).

Two other species, *P. Bauphula* EDGEW and *P. salina* DCNE have been assigned to this section, but later both were regarded as synonymous with *P. amplexicaulis*, thus making a monotypic section. In general habit, *P. amplexicaulis* is in contrast with other species of *Plantago*, and the dissimilarity is in no way lessened after examination of the chromosomes. The complement is quite unique. Other species have been found with ten somatic chromosomes, but no diploid yet examined shows four of A^x -type, nor such large and

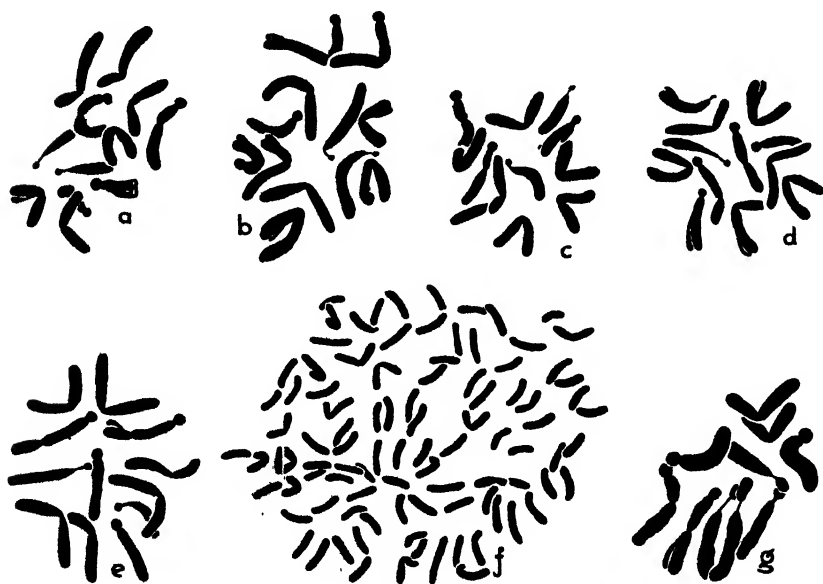


FIG. 4. *Arnoglossum*. a. *P. Lusitanica*; b. *P. argentea*; c. *P. Lagopus*; d. *P. lanceolata*; e. *P. lanceolata* v. *altissima* Bucharest, f. *P. lanceolata* v. *altissima* Munich; *Bauphula*. g. *P. amplexicaulis*

distinct satellites. The chromosomes are big with very clear constrictions, and an uneven outline. The last feature has been seen in other species of the genus, *P. montana* and *P. nivalis*, and is generally

attributed to better fixation; however, there is the possibility that chromosomes of all species may possess this irregular edge, showing it only under higher magnification; in this case larger expanse of chromatin renders it visible.

VIII. *Oreades* DCNE

(See Fig. 5a—d)

Species	Idiogram
<i>P. saxatilis</i> BIEB.	2 (A^x , A, B, C, D, C^x)
<i>P. montana</i> LAM.	ditto
<i>P. nivalis</i> BOISS.	ditto
<i>P. fuscescens</i> TORD.	4 (A , C_1 , C_2 , C_1^+ , D_1 , D_2).

With one noteworthy exception species of this section show complete similarity of idiogram, so much so that examination of the chromosome morphology will not distinguish one species from another. Although some species of the section *Coronopus* have the same chromosome complement as this section, a difference in the

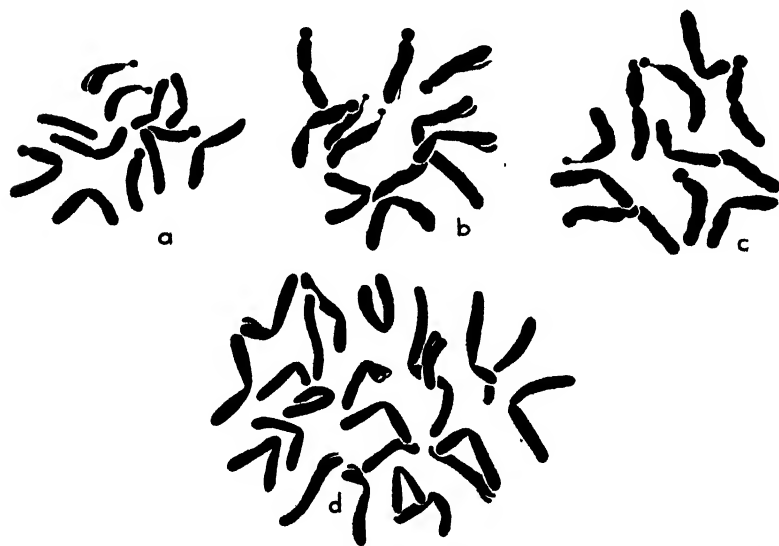


FIG. 5. *Oreades*. a. *P. saxatilis*; b. *P. montana*; c. *P. nivalis*; d. *P. fuscescens*

general size of the chromosomes is readily seen. It is surprising that the two sections should show similarity of idiograms, for the charac-

teristic external habit for plants of the two sections is strikingly different. The species of *Coronopus* have narrow, often semi-cylindrical glabrous leaves and unequal calyx lobes, whereas species of *Oreades* are characterised by linear to linear-oblongate leaves with dense silvery hairs, and equal membranous sepals. The number of cells in the capsule also differs, for species from the former section often have a 4-loculate capsule, while bi-locular and occasionally tri-locular capsules are the rule in *Oreades*.

On the other hand, although *P. fuscescens* does not show any extraordinary dissemblance of habit from other species examined in this section and indeed is regarded by GASTON BONNIER as a subspecies of *P. argentea* it possesses the remarkable complement of 4 ($A, C_1, C_2, C_1^+, D_1, D_2$), quite revolutionary in comparison with the characteristic idiogram of the section.

IX. *Neoplantago*

(See Fig. 6a—h)

TABLE II. THE SYSTEMATIC ARRANGEMENT OF *NEOPLANTAGO*
ACCORDING TO TWO AUTHORS

DECAISNE	ENGLER and PRANTL		
MESEMBRYNIA			
<i>P. Raoultii</i> DCNE.	2 ($A_1, A_2, B_1, B_2, C_1, C_2, D_1, D_2, C^x$)	sub-section Lepto- stachys	Section Neo- plan- tago.
LEPTOSTACHYS			
<i>P. gentianoides</i> SMTH.	2 (A^x, A, B, C, D, C^x)	sub-section Cleosan- tha	
CLEIOSANTHA			
<i>P. hirtella</i> KTH.	4 (A_1, A_2, B, C, D, C^x)	sub-section Leuco- psyllium	
NOVORBIS			
<i>P. tomentosa</i> LAM.	4 ($A^x?, A, B, C, D, C^x$)		
LEUCOPSYLLIUM			
<i>P. Putagonica</i> JACQ.	4 (A^x, A, B, C, D, C^x)		
<i>P. ovata</i> FORSK.	2 (A^x, B, C, D)		
<i>P. Bellardi</i> ALL.	2 (A^x, A, B, C, D)		
<i>P. lagocephala</i> BUNGE	2 (A_1, A_2, B, C, D, C^x)		

Table II shows that ENGLER and PRANTL grouped five sections of DECAISNE's classification under one section, *Neoplantago*, which includes three sub-sections; one will now proceed to try to

determine which of these arrangements receives the most support from cytological investigation.

First let us consider the classification of ENGLER and PRANTL, where *Neoplanga* shows characteristics very similar to *Coronopus*, for both polyploidy and a variety of base numbers appear within the section. The A^x -type again is not constant for all the species, its place being taken by a pair of type A chromosomes. Disregarding polyploidy, *P. hirtella* has an idiogram exactly comparable with *P. serpentina*, that is with two pairs of chromosomes with terminal attachment, viz. A_1, A_2, B, C, D, C^x ; similarly *P. tomentosa* and *P. Patagonica* from *Neoplanga* and *P. alpina, P. carinata*, and *P. crassifolia* from *Coronopus* possess the types A^x, A, B, C, D, C^x . The resemblance of the two sections goes even further, for among the species which have a haploid chromosome number of less than 6, *P. Bellardi* 2 (A^x, B, C, D), is the same as *P. coronopus*, both lacking the C^x type of chromosome. Yet, in every case, the external appearance of plants from the two sections is strikingly different. In *Neoplanga* the leaves are broad, elliptical or lanceolate, generally with prominent ribs, whereas in species of *Coronopus* they are narrow, linear, occasionally lanceolate and often fleshy, never showing any nervules. *P. ovata* is distinguished by possessing the lowest number of chromosomes yet recorded for the family, and the idiogram differs from *P. Bellardi* by the absence of a pair of terminally attached chromosomes.

P. Raoullii, a native of New Zealand, is the outstanding anomaly of this section. The somatic chromosome number of this species is 18. It was at first thought that *P. Raoullii* was a triploid on the understanding that the base number of the genus is six, but closer investigation caused the correction of the constriction position in three chromosomes, giving an idiogram of 2 ($A_1, A_2, B_1, B_2, C_1, C_2, D_1, D_2, C^x$). This result is significant when compared with the chromosome complement of the Japanese species, *P. japonica*, which is thought to be a tetraploid possessing the same idiogram.

ENGLER and PRANTL include DECAISNE's *Mesembrynia* and *Leptostachys* into one sub-section under the latter heading, but the striking difference of idiogram possessed by the two representative species *P. Raoullii*, 2 ($A_1, A_2, B_1, B_2, C_1, C_2, D_1, D_2, C^x$) and

P. gentianoides 2 (A^x , A, B, C, D, C^x) favours the separation of these two sub-divisions.

Comparison of *Leptostachys* DCNE with the remaining two subsections of ENGLER and PRANTL, *Cleiosantha* and *Leucopsyllium* shows that the idiogram A^x , A, B, C, D, C^x is found in all three, but in *Leucopsyllium*, two species, *P. Bellardi* and *P. ovata* have low chromosome numbers, and are without the C^x type, and the A^x and C^x types respectively. Hence, owing to uniformity of idiogram, it is fitting that these three divisions should be grouped together. Whether they should be divided further as in DECAISNE's classification is a debatable point. It would be advisable to examine more species before a final decision is made.

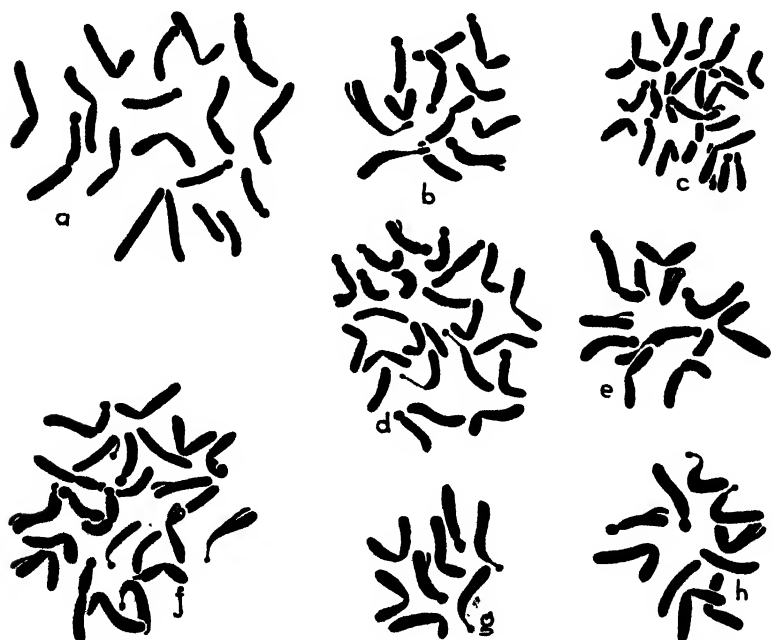


FIG. 6. *Neoplantago*. a. *P. Raoullii*; b. *P. gentianoides*; c. *P. hirtella*; d. *P. tomentosa*; e. *P. lagocephala*; f. *P. Patagonica*; g. *P. ovata*; h. *P. Bellardi*

On the whole, therefore, classification based on cytological evidence favours the arrangement of ENGLER and PRANTL, but it appears to agree with DECAISNE in the segregation of *Mesembrynia*. (See table II).

X. *Psyllium*

(See Fig. 7a—e)

Species	Idiogram
<i>P. arborescens</i> POIR.	2 (A^x , A, B, D_1 , D_2 , C^x)
<i>P. Cynops</i> L.	ditto
<i>P. Psyllium</i> L.	ditto
<i>P. arenaria</i> W. and K.	ditto
<i>P. indica</i> L.	2 ($A^x?$, A, B, D_1 , D_2 , C^x)

ENGLER and PRANTL regard *Psyllium* as a sub-genus, on account of the characteristic opposite leaves, which do not appear in any of the other sections. Up to the present, all the species examined in this group have possessed the same idiogram, 2 (A^x , A, B, D_1 , D_2 , C^x), (with the very doubtful exception of *P. indica* L.), and this is far from revolutionary, since it has already been displayed by one section *Arnoglossum*, and differs from that shown by the majority of

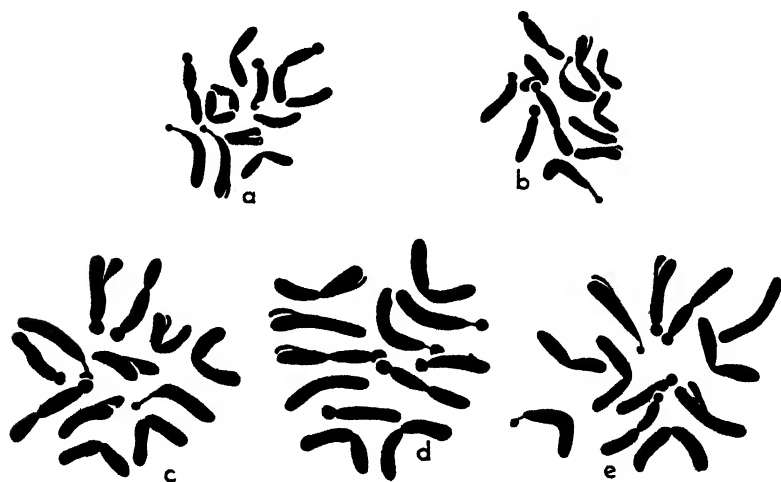


FIG. 7. *Psyllium*. a. *P. arborescens*; b. *P. Cynops*; c. *P. arenaria*; d. *P. psyllium*; e. *P. indica*

species in *Coronopus*, *Oreades*, and *Neoplantago* HARMS., by only one pair of chromosomes, the replacement of the C-type by a second pair of type D. On a cytological basis therefore,

Psyllium should merely be an extra section, as in DECAISNE's classification.

Psyllium contains both shrubby and herbaceous species, but the idiogram is alike in both classes.

CHROMOSOME DIMENSIONS

During the spireme stage of the nucleus the chromatic material is in the form of a fine thread. When the chromosomes emerge from the thread a considerable amount of contraction in length takes place; since in the majority of species the individual chromosomes are of different lengths, DARLINGTON (1932) has stated „this must be a function of contraction and thread length”, and further, „since contraction is constant for the race, length is constant for the individual chromosome”. It is to be assumed that species may be genetically different in regard to the control of chromosome contraction.

It has been found repeatedly by previous workers that the size of the chromosomes is inversely proportional to the number contained in the complement. O. HEILBORN (1924) regards this gradual decrease in chromosome size as an expression of the limitation of chromatin production. When the chromosome number increases the total chromatic amount of the cell probably also increases until an upper limit is reached; later on the chromatic amount no longer increases but the mean chromosome size decreases.

As it will be seen later, in many sections of *Plantago*, there is no difference in the size of the chromosomes between diploid and tetraploid species.

Fragmentation may also be responsible for chromosome length variation between species with high and low chromosome numbers. This frequently has an important bearing on the evolutionary problem of the series of somatic numbers within a family or genus. *Carex* has three sizes of chromosomes, A large, B medium and C small. HEILBORN took A as the standard and found that $A=B+C$, thus either the B and C chromosomes have arisen through the transverse fragmentation of an A chromosome, or an A-type originated by the end to end fusion of a B and C chromosome. The first is the more probable as the initial set will then have been all A chromosomes.

A difference in the size of one chromosome may have a much

greater genetic importance than a difference in the size of all the chromosomes in a complement, for according to DARLINGTON (1932), a general change may be determined by a much slighter change in one chromosome, if this happens to alter the genetic properties of the organism in regard to chromosome behaviour.

K. MATHER (1932) in his paper on „Chromosome Variation in *Crocus*”, shows that *C. aureus* has five times the amount of chromatin of *C. zonatus* with the same number of chromosomes, and seven times that of *C. Hueffelianus* with a larger number of chromosomes. Such differences can hardly be due to the effect of environment and must be due to genotypic change.

Since previous work on chromosome length has brought forward so many interesting points on the problem of specific evolution, a comparison of chromosome dimensions was thought to be desirable, between the sections of the genus *Plantago*.

Various methods of chromosome measurement have been employed by previous workers.

HEILBORN drew the chromosomes with a camera lucida, put the drawings under the microscope, and using a low powered objective, measured the chromosomes with an ocular micrometer. HASEGAWA (1932) used a modification of that invented by KAGAWA (1927). The chromosomes of *Disporum* do not lie within one plane at the metaphase, but one of the two ends or the position of the constriction frequently curves up or down from the equatorial plane. Thus a flat drawing by means of the camera lucida can not be accurate, as the vertical portion of such a chromosome is not accounted for. Hence a method was evolved using a combination of the camera lucida and the scale on the fine adjustment screw of the microscope. The true length and relative position of the chromosome constriction was plotted graphically.

An attempt was made to measure the chromosomes of *Plantago* in this way, but it was found that the curvature of the chromosomes from the equatorial plane was so slight, that the method was impracticable.

Plates were chosen from the cortex, exclusively, and only chromosomes which were entirely orientated in the same optical plane were measured. Drawings were made by means of a camera lucida and measurements, expressed in centimetres were taken from these with

a pair of dividers so that small length spans could be taken where horizontal curvature occurred. The results were then converted into microns. Individual chromosomes from three somatic metaphase plates of each species were measured and very little variation in size was found to occur. Ten species, representing nine sections, were examined. Since space prohibits the publication of all the figures obtained, the average results are summarised in Table III.

As far as possible each section was represented by one species, for the examination of chromosome length. *Lamrosantha* was not included because, owing to entanglement of chromosomes, it was difficult to obtain a sufficiently accurate drawing. Odd chromosomes were measured from plates of *P. Brownii*, *Plantaginella*, in order to compare chromosomes from a high polyploid with those from species with lower somatic numbers. Similarly, for the purpose of comparing chromosomes of diploid and tetraploid species from the same section two species were examined from *Oreades*, *P. nivalis* ($2n=12$) and *P. fuscescens* ($2n=24$).

There is no unreasonable variation of chromosome length in the genus. The shortest chromosome examined is the A^x -type of *P. coronopus*, which averages $2\ \mu$, while *P. fuscescens* possesses the two longest chromosomes, one pair of each of the D and C types measuring $4.7\ \mu$ and $4.3\ \mu$ respectively. The C^x type of the *P. nivalis* complement are also $4.3\ \mu$ long. From this it is seen that one chromosome type is not predominantly longer than any other, for the three longest chromosomes found are three different types, D, C, and C^x . Yet in a given complement the A^x chromosome is nearly always the shortest, but if the diameter of the satellite is added to the length of the subtending chromosome, the two together equal or just surpass the general length of the B-type, which lends itself to the theory that the satellite originally arose by the separation of a small portion from the end of a chromosome.

It is interesting to note from the data given in Table III that with the exception of type B, as the constriction or fibre attachment progresses down the length of the chromosome, from the terminal to be median position, and finally to the stage of the appearance of a secondary constriction, so the general length of the chromosome increases. This feature will be discussed further in the paragraph dealing with the evolution of individual chromosome types.

TABLE III. AVERAGE CHROMOSOME MEASUREMENTS FOR TEN SPECIES

Chromosome Types													Comple- ment			
A*	B		C		D		C*			μ						
	Short arm	Long arm	Total	Short arm	Long arm	Total	1st arm	2nd arm	Total		Knob	Prox- imal		Dist- al	Total	
(a) In a given species	<i>P. major</i>	1.05	—	0.16	0.15	1.21	0.51	0.91	1.42	0.73	0.73	1.46	—	—	7.4	18.0
				0.15	0.99	0.14										
				0.17	0.95	1.12										
	<i>P. Camtschatica</i> .	1.1	1.0	0.2	0.87	1.07	0.42	0.73	1.15	—	—	—	—	—	6.48	17.5
				0.2	0.87	1.07										
				0.2	0.89	1.09										
	<i>P. Brownii</i>	—	0.94	—	—	—	0.41	0.81	1.22	0.57	0.57	1.24	—	—	—	—
		0.92	0.90	0.18	0.66	0.84	0.35	0.55	0.90	0.64	0.64	1.28	—	—	4.74	11.8
		1.14	—	0.17	0.95	1.12	0.48	0.82	1.30	0.72	0.72	1.44	0.15	0.48	7.58	18.9
	<i>P. amplexicaulis</i> .	1.19	—	0.21	1.09	1.30	—	—	—	0.75	0.66	1.41	0.21	0.78	6.78	16.9
1.20		—														
1.28		1.39	0.21	1.21	1.42	0.54	1.00	1.54	0.80	0.81	1.61	0.21	0.63	8.96	22.4	
<i>P. nivalis</i>	—	1.44	—	—	—	0.46	1.28	1.74	0.95	0.95	1.90	—	—	9.86	24.6	
						0.58	1.11	1.69	0.83	0.83	1.66	—	—			
						0.49	0.94	1.43								
<i>P. fuscescens</i> . . .	1.10	—	0.19	0.98	1.17	0.40	0.93	1.33	0.71	0.72	1.43	—	—	5.03	12.6	
	1.3	1.27	0.25	1.09	1.33	—	—	—	0.70	0.71	1.41	0.23	0.85	8.78	23.7	
									0.82	0.80	1.62	—	—			
(b) Throughout the 10 species studied		1.13	1.18	0.19	0.89	1.07	0.46	0.91	1.37	0.72	0.73	1.45	0.20	0.68	1.56	
	2.8	2.9	0.5	2.2	2.8	1.1	2.3	3.4	1.8	1.8	3.6	0.5	7	1.7	3.9	

The total amount of chromatic material varies considerably between the sections. *P. coronopus*, with 10 somatic chromosomes, yields the lowest figure, being lower even than *P. ovata*, with a complement of only eight; *P. Camtschatica* ($2n=12$) follows at equal distance, and *P. amplexicaulis* ($2n=10$) is a little higher; there is very little difference between *P. major* and *P. lanceolata* (both $2n=12$). *P. arenaria* ($2n=12$), *P. nivalis* ($2n=12$) and *P. fuscescens* ($2n=24$) then follow in order, the last easily possessing the greatest figure. If the total chromosome length of *P. coronopus* is compared with that of *P. fuscescens* it is found to be just under half of the latter, i.e. $2n=10 : 2n=24 = 11.8 \mu : 24.6 \mu$. So that in this instance the size of the chromosome does not diminish as the number increases. When a diploid and tetraploid species from the same section are compared the difference in chromosome length is much less striking: *P. nivalis* ($2n=12$) : *P. fuscescens* ($2n=14$) = $22.4 \mu : 24.6 \mu$.

SINOTO (1925) when comparing the histology of *P. japonica* and *P. major* found that the size of the somatic chromosomes of the two forms is alike, though the smaller form, *P. major* v. *asiatica* possesses double the number of chromosomes found in the larger form, and also, larger nuclei.

The odd chromosomes measured from the octoploid species of *P. Brownii*, correspond in length with *P. major* ($2n=12$), so that there again, the chromosomes of a high polyploid do show not a great reduction in size. One is anxious to obtain a species with a low somatic number, if there is one, from *Plantaginella*, for comparison with the chromosomes of *P. Brownii*.

GEOGRAPHIC DISTRIBUTION

*Few families of the vegetable kingdom are more cosmopolitan than the *Plantaginaceae*. Its representatives are found all over the globe. The *Plantago*'s are scattered over three continents. *P. major* and *P. maritima* are present at all latitudes from the shores of Iceland and the plains of Kamchatka to Cape Horn and New Zealand. *P. cornuti* likes the salt districts of Asia and the Mediterranean. *P. lanceolata* dominates the prairies and uncultivated places from the

* Much of the material for this and the succeeding paragraph was obtained from F. MARIUS BARNÉoud's Monograph on the Family.

North of Europe and Siberia to the Cape of Good Hope, North America, and the Mascarene Islands. The old world is characterised mainly by DECAISNE's sections *Psyllium*, *Coronopus*, *Arnoglossum*, *Bauphula* and *Oreades*, and by *P. media*, *P. asiatica*, *P. lagopus*, *P. maritima*, *P. Bellardi*, *P. cretica* and *P. albicans*. The majority of these species abound especially in the Mediterranean region. In the Canary Islands and Madeira grow the splendid *P. Webbii* and *P. arborescens*.

A number of species are peculiar to the New World. *P. virginica* and *P. Patagonica* abound in North and South America; *P. hirtella* is found in both hemispheres, but is confined to Columbia, California, and Chili. *P. aristata* and *P. tomentosa* inhabit North and South America respectively, whereas *P. Candollei* prefers the volcanic chain of the Cordilleras in Chili.

The species examined for this paper had their distribution arranged in sections and plotted on geographical charts. These diagrams showed at once that *Polyneuron*, *Lamrosantha* and the sub-section *Leucopsyllium* have the widest distribution. It follows now to find whether these differ cytologically in great manner from sections less widely spread.

With regard to chromosome number, *Polyneuron* contains only diploid species ($2n=12$), *Lamrosantha* one tetraploid ($2n=24$), and *Leucopsyllium* one tetraploid ($2n=24$), and the rest with some of the lowest numbers found in the genus ($2n=10$ and $2n=8$). Therefore although it cannot be said that species with the widest range are exclusively of low chromosome number, still there is a tendency that way. This is further backed up by *P. maritima*, another species with only 10 somatic chromosomes, which is found on N. America and all North European coasts, as well as the alpine districts of Hungary and elsewhere. On the other hand the diploid sections of *Oreades* and *Arnoglossum* are limited to southern Europe and West Asia. *Psyllium* has spread rather further than these last two sections, as one of its species, *P. cynops* is found in Siberia as well as most European countries. Thus the *Plan-tago* species with 12 chromosomes cannot be classified according to range of distribution. The reverse is found when the two high polyploid species are investigated, for *P. Brownii* and *P. japonica* are confined to New Zealand and Japan respectively.

Among the most variable species of the genus are *P. major*, *P. lanceolata* and *P. Candollei*. The first has a greater range than any other species, the second a comparatively large range, since it is present in every country of Europe, the third is found only in Chili; thus in this genus variability cannot be correlated with adaptability as it is in Wheats. SAX (1922) pointed out the difference in the number of varieties and geographical distribution of the Einkorn, Emmer and Vulgare groups of *Triticum*. Considering the commonly known varieties as forms (PERCIVAL 1921), the Vulgare group contains 536, about four times as many as the Emmer group, while Einkorn is limited to three. The most variable group seems adapted to the widest range of conditions and is found „wherever wheat is grown”, while the other two groups are found mostly „where wheat originated”. Since Einkorn, Emmer and Vulgare have respectively 7, 14 and 21 chromosomes, there is also a correlation between chromosome number and adaptability in wheat, whereas as already pointed out, there appears to be none in *Plantago*, at any rate not in the same direction as *Triticum*, for in the present case the highest polyploids are restricted in distribution. With one exception, polyploid species of *Anthurium* (GAISER 1927) have not been shown to have a wider distribution than the numerous diploid forms.

Among the localised species of *Plantago* are *P. Raoullii*, a Lep t o s t a c h y s species from Banks Island, New Zealand; *P. gentianoides* a species of the same section from Mt. Olympus at the Himalayas; *P. Candollei*, sub-section C l e i o s a n t h a from Chili; *P. arborescens*, section P s y l l i u m found only in Madeira and the Canary Islands; *P. tibetica* section P o l y n e u r o n, from the Himalayas, and *P. palmata* confined to the Gold Coast of Africa. *P. rubra* and *P. Camtschatica* are found only in N. America and Kamchatka respectively. Thus five out of the ten sections examined in the genus possess species with limited range of distribution.

THE PHYLOGENY OF FORTY-ONE SPECIES OF PLANTAGO

In order to investigate the phylogeny of the genus, it is necessary to combine the results obtained from all the previous paragraphs, for the individual studies of chromosome number, morphology and to a certain extent, size, and geographical distribution of the species all contribute to solving the question of species evolution.

1. *Variation of chromosome number*

It has been generally assumed that the smaller chromosome number is primitive in a series of polyploid forms, but cases representing the reverse, that is reduction from a higher to a lower chromosome number have been reported as in *Viola* (CLAUSEN 1922), in hybrid wheats (KIHARA 1924), in *Zea Mays* (KUWADA 1919) and *Cruciferae* (MANTON 1930, 133, JARETSKY 1929).

There are two series of multiple numbers in *Plantago*; the majority of species fall into the first, that is, diploids, tetraploids, and one case of an octoploid with 6 as the base number.

Four species have been found to have 10 chromosomes. *P. aristata* is reported by HEITZ to be a tetraploid of this order, that is having $2n=20$. *P. ovata* falls in to neither series as it has only 4 haploid chromosomes. The question now arises, are there really two series of numbers? That is to say, (a) have two branches arisen independently, making the genus diphyletic, or (b) is the lower base number the more primitive, and the 6-series forms have arisen by addition of chromosomes, or (c) have the species with the lower base number arisen secondarily and individually, from species with 6 haploid chromosomes?

The five species under discussion do not represent one section alone, but are drawn from three different sections, so that the first theory is unlikely and will be ignored. Since on other principles, these species are not considered to be the most primitive of the genus, the second theory may also be discarded. There follows now the solution of the manner in which the reduced chromosome number has arisen.

Two known methods by which a reduction in chromosome number may take place are (a) the fusion of non-homologous chromosomes, and (b) the elimination of a pair of chromosomes following irregularities in meiosis. It has also been suggested in the animal kingdom by WILSON (1925) and PAINTER (1925) and in the plant kingdom by DELAUNAY (1926) and favourably taken up by JARETSKY (1928) that the size of a chromosome may gradually diminish so that finally it disappears. Since no very small chromosomes have been observed in *Plantago*, this hypothesis seems very unlikely in this instance.

The union of chromosomes is improbable, and up to the present no such example has been found in the plant kingdom. Besides which,

such a phenomenon would produce a chromosome of abnormal size in comparison with the remaining chromosomes of the complement, and this has not been observed in any of the six species.

The most likely cause is irregular meiosis, which may or may not be due to hybridisation. The former phenomenon is not unknown in the genus, for EKSTAND (1918) found irregularities both in pollen and embryo sac development of *P. major*. He states also that all abnormal embryo sacs do not degenerate immediately, but that a few become fertile. The early stages of the heterotype prophase of the pollen mother cells appear to proceed regularly. In many cases the spindle figure is normal, and all the chromosomes are arranged in pairs on the equatorial plate; in others, unpaired chromosomes are scattered between the equator and spindle poles. Occasionally all the chromosomes are univalent. The daughter nuclei resulting from these divisions may contain an unequal number of chromosomes. He gives a drawing of two such nuclei, one of which contains 7 and the other 5 chromosomes in the homotype division. Unfortunately, there is no record of work having been done on the meiotic divisions of any of the low number species of the genus, though this omission will be rectified in the future. Up to the present, the writer has only succeeded in obtaining reduction division figures for three species, none of which were of the low chromosome type; two of them appeared to be regular *P. Lusitanica*, and *P. lanceolata*, but the third *P. Lagopus*, promises to give results comparable with those of EKSTAND's for *P. major*.

One assumes that *P. aristata* arose from a plant with 10 somatic chromosomes, in the same way as the 24-chromosomed tetraploids originated.

The idiograms of the anomalous species are:

<i>P. Bellardi</i>	2 (A^x , A, B, C, D)
<i>P. amplexicaulis</i>	2 (A^x_1 , A^x_2 , B, D, C^{Δ})
<i>P. serraria</i>	2 (A^x , A, B, C, D)
<i>P. coronopus</i>	2 (A^x , A, B, C, D)
<i>P. ovata</i>	2 (A^x , B, C, D).

From these it is seen that it is not always the same pair of chromosome that is missing. Four out of the five species lack a pair of C^{Δ} -type, but *P. amplexicaulis* is unique in having 2 pairs of satellited

chromosomes and a pair of C^x-type. *P. ovata* is without both C^x and A-types. If the theory of origin by irregular meiosis is held for these species, then one may say that at the heterotype division the bivalents of the C^x-type of chromosome appear to have had so great an attraction for one another that two go to one pole, leaving one daughter nucleus without a C^x-chromosome, and it is from such a nucleus that *P. Bellardi*, *P. coronopus*, *P. serraria*, *P. ovata* and the ancestors of *P. aristata* probably arose.

Extra chromosomes have been known to arise by this method of non-disjunction, in a number of cases, e.g. *Drosophila melanogaster* (BRIDGES 1916, 1921), *Crepis reuteriana* (ROSENBERG 1918), species of *Oenothera* (cf. GATES 1915, LEHMANN 1922) and *Datura stramonium* (BLAKESLEE 1921, 1923, and BLAKESLEE, BELLING and FARNHAM, 1923). BRIDGES points out that the loss of a chromosome in *Drosophila* produces much greater and more extreme changes than the addition of the same chromosome. The low numbered species of *Plantago* are far from extreme in appearance, but, nevertheless, are easily distinguished from other members of their respective sections, although the same factors do not characterise all of them. It may be significant to note that *P. coronopus* and *P. serraria* are separated from the rest of *C o r o n o p u s* by the fact that their capsules are tetra instead of bi-locular.

The following explanations have been given for the process of chromosome multiplication:

- (I) longitudinal splitting of the chromosomes,
- (II) failure to reduce prior to fertilisation,
- (III) fusion of nuclei after the heterotype division,
- (IV) transverse segmentation of the chromosomes,
- (V) hybridisation.
- (VI) a division of the chromosomes of each gamete might occur just previous to fusion, when the halves would re-unite and thus double the number present in either gamete would be obtained (WINGE 1917).

These theories have been individually refuted or accepted by writers in their attempts to explain the origin of polyploidy. Colder temperatures may, as in the case of *Datura*, cause tetraploidy. The information obtained for geographic distribution of the *Plantagos*

being rather vague, that is, data referring to areas more than specialised districts, it is difficult to say by which species the North and South limits are reached, but it is probable that this position is held by *P. alpina*, a tetraploid species found in Iceland. The tetraploids *P. maritima* and *P. media* are also found further north than the majority of species. However it cannot be said that low temperature has caused the origin of all polyploids in *Plantago* for *P. palmata* is found on the equator, and *P. tomentosa* flourishes in the sub-tropical parts of Brazil; the remaining tetraploids examined so far come from the temperate regions of Europe, America and Asia. *P. Brownii* and *P. lanceolata* v. *altissima*, the highest polyploids known at present within the genus are found in N. Zealand and Mediterranean districts respectively.

BABCOCK and NAVASCHIN (1930) think it possible that certain octoploid species of *Crepis* arose by the penetration of tetraploids into new territory, and the climatic barrier caused these species to double their chromosome number, giving rise to octoploids.

With one exception, the explanations for chromosome multiplication listed above cannot be verified without study of the meiotic figures and so far, work has not been done on this subject to any extent in the genus. Examination of the somatic chromosomes at once rules out any question of the transverse division of chromosomes, for the full complement itself is doubled, and fragments have not been observed in a single species.

P. Raoullii ($2n=18$) offers an interesting problem in the establishment of the phylogenetic tree. With the possible exception of *P. japonica* there is at present no other example in the genus where $n=9$. In view of the fact shown by LOTSY and COCKAYNE (1925), that a not negligible proportion of the New Zealand flora consists of hybrid swarms, it is possible that this species is also a hybrid in its origin. Since *P. Raoullii* was the only species available for examination from New Zealand, it is not improbable that further investigation will reveal species of the $n=4$ and $n=5$ order, as have been discovered among the Mediterranean and Asiatic flora. The chromosome complement of *P. Raoullii* lends itself to the theory that this species may have arisen from an $n=5$ type such as 2 (A, B, C, D, C^x) and an $n=4$ type such as 2 (A, B, C, D). Since reduction of chromosome number is not unknown within the genus, the $n=9$ type may have originated

form an $n=10$ type. But again none of the latter has been found in the vicinity of New Zealand. A thorough study of its meiosis and of that of its allies must be carefully made before arriving at a definite decision.

Owing to similarity of idiogram, it is most probable that *P. japonica* has arisen in the same manner as *P. Raoullii*, followed by a duplication of the chromosomes. This view is supported by the assumption that the genus *Plantago* originated from Central Asia, for then these two species are on the same like of geographic distribution.

From the preceding discussion on the variation of chromosome number, it is seen that *Plantago* is considered to be a monophyletic genus, with 6 as the original base number, from which new species have arisen by three methods (a) polyploidy, (b) reduction of chromosome number, followed in one case by duplication, and (c) hybridisation. The second method is doubtful since a viable species with a chromosome number of $2n=2$ seems questionable.

2. Variation of chromosome morphology

In most instances, similarity of idiogram in *Plantago* is most certainly associated with a common phylogenetic origin. HEITZ (1928) and later LEWITSKY (1931), hold that the primitive chromosome form is the equi-armed one and that a shortening (or lengthening) gives rise to chromosomes with unequal arms. They contend that a D-type chromosome of this paper proceeds to the C-type by the reduction of one arm and not by any more complicated process such as „constriction shifting” or translocation. According to this theory *P. fuscescens* would be the most primitive species in the genus, and *Arnoglossum* and *Psyllium* the oldest sections. *P. media* has also more C and D type chromosomes than the majority of species. Later, when evolution, according to data obtained from the range of geographic distribution, is discussed, it will be seen that, with the possible exception of *P. media*, none of these species can be regarded as particularly primitive. The equi-armed chromosomes certainly do occur in every species yet examined, with the exception of the three species belonging to *Heptaneuron*, but type B chromosome is found just as frequently, in fact, in one section, namely *Polynuron*, each species possesses three pairs of this

TABLE IV. OCCURRENCE OF CHROMOSOME TYPES

Species	Chromosomes.					
	A ^x	A	B	C	D	C ^x
<i>P. major</i>	A ^x		B ₁ , B ₂ , B ₃	C	D	
— v. <i>asiatica</i>	A ^x		B ₁ , B ₂ , B ₃	C	D	
— v. <i>monstrosa</i>	A ^x		B ₁ , B ₂ , B ₃	C	D	
— v. <i>purpurea</i>		A	B ₁ , B ₂ , B ₃	C	D	
<i>P. sp.</i> from WIL- LINGTON	A ^x		B ₁ , B ₂ , B ₃	C	D	
<i>P. tibetica</i>	A ^x		B ₁ , B ₂ , B ₃	C	D	
* <i>P. japonica</i>		A ₁ , A ₂	B ₁ , B ₂	C ₁ , C ₂	D ₁ , D ₂	C ^x
* <i>P. media</i>	A ^x	A	B ₁ , B ₂	C	D ₁ , D ₂	
<i>P. depressa</i>	A ^x		B ₁ , B ₂ , D ₃	C	D	
<i>P. Cumtschatica</i>	A ^x	A	B ₁ , B ₂ , B ₃	C		
* <i>P. alpina</i>	A ^x	A	B	C	D	C ^x
* <i>P. serpentina</i>		A, A	B	C	D	C ^x
<i>P. carinata</i>	A ^x	A	B	C	D	C ^x
* <i>P. crassifolia</i>	A ^x	A	B	C	D	C ^x
<i>P. coronopus</i>	A ^x	A	B	C	D	
<i>P. lanceolata</i>	A ^x		B	C	D ₁ , D ₂	C ^x
<i>P. argentea</i>	A ^x		B	C	D ₁ , D ₂	C ^x
<i>P. Lusitanica</i>	A ^x		B	C	D ₁ , D ₂	C ^x
<i>P. Lagopus</i>	A ^x		B	C	D ₁ , D ₂	C ^x
<i>P. amplexicaulis</i>	A ^x ₁ , A ^x ₂		B		D	C ^x
<i>P. saxatilis</i>	A ^x	A	B	C	D	C ^x
<i>P. montana</i>	A ^x	A	B	C	D	C ^x
<i>P. nivalis</i>	A ^x	A	B	C	D	C ^x
* <i>P. fuscescens</i>		A		C ₁ , C ₂ , C ₃ [†]	D ₁ , D ₂	
<i>P. Raoullii</i>		A ₁ , A ₂	B ₁ , B ₂	C ₁ , C ₂	D ₁ , D ₂	C ^x
<i>P. gentianoides</i>						
* <i>P. hirtella</i>		A ₁ , A ₂	B	C	D	C ^x
* <i>P. tomentosa</i>	A ^x	A	B	C	D	C ^x
* <i>P. Patagonica</i>	A ^x	A	B	C	D	C ^x
<i>P. ovata</i>	A ^x		B	C	D	

Species	Chromosomes					
	A ^x	A	B	C	D	C ^x
<i>P. lagocephala</i>		A ₁ , A ₂	B	C	D	C ^x
<i>P. Bellardi</i>	A ^x	A	B	C	D	
<i>P. arborescens</i>	A ^x	A	B		D ₁ , D ₂	C ^x
<i>P. Cynops</i>	A ^x	A	B		D ₁ , D ₂	C ^x
<i>P. Psyllium</i>	A ^x	A	B		D ₁ , D ₂	C ^x
<i>P. arenaria</i>	A ^x	A	B		D ₁ , D ₂	C ^x
<i>P. indica</i>	A ^x	A	B		D ₁ , D ₂	C ^x

* Denotes tetraploid

type. However, attention has already been drawn to the fact that in *Plantago* the position of the constriction is correlated with chromosome length, for as the constriction passes from the median to the terminal position, so the length of the chromosome diminishes. Now this at first appears to support the theory put forward by HEITZ and LEWITSKY, but at present there is not sufficient proof to show whether the chromosome types have arisen by successive diminution of one of the arms of a D-type chromosome (median constriction) or by a succession of additions to the short arm of a B-type chromosome. Although the former type of chromosome does occur in the supposedly older species (*P. major* and *P. media*) yet not a few pairs also occur in more specialised species such as *P. Brownii*. Also, it may be significant that species of *Polyneuron* and *Heptaneuron* which are considered to be the most primitive sections possess a preponderance of type B chromosome that is not found in the other sections of the genus.

The foregoing remarks prove that in *Plantago*, though the chromosome morphology is very useful for systematic purposes, up to the present it may be regarded as more or less valueless where the tracing of species formation is concerned.

3. Chromosome size

Here again no help is found toward solving the evolutionary progress of *Plantago* species, for there is no great variation in the chromo-

some size of any complement. No fragments are found and there are no phenomenally large chromosomes to suggest any end to end fusion.

Previous writers have come to the conclusion that changes in chromosome size have occurred during the evolution of various species. HOLLINGSHEAD and BARCOCK assumed this for *Crepis*. In his paper on *Muscari*, DELAUNAY (1926) says that diminution in chromosome length has occurred by means of a slow process which he called „historiation”. JARETSKY (1928) found the same in *Polygonaceae*, and SVESHNIKOVA (1927) concluded that in *Vicia* a reduction of chromatin accompanied variation in external morphological features. With the exception of *P. coronopus* there is no significant difference in the chromosome size of *Plantago* species.

4. Geographic distribution

According to the Age and Area hypothesis set forward by WILLIS (1922) the area of distribution of species, genera and higher groups of plants is on an average a function of the age of the species and groups. Thus the endemics of a country must generally be younger than the wides, and on the whole, the smaller area species or genera hold the younger they are and *vice versa*. It is expressly emphasised that the law holds good only for averages of a number of species and not for a single species, since in dealing with averages many casual aberrations are excluded.

The area occupied (determined by the most outlying stations) by a species or group may be enormously modified by the presence of barriers, such as seas, rivers, mountains, changes of climate. From this it appears that species of the latest origin should be found grouped round a centre representing the place where the evolution of the group originally began, and that species of earlier origin should be found spread over large areas without showing any grouping round the original centre, and finally, very old groups should show discontinuous distributions.

In his hypothesis, WILLIS has neglected the various adaptations for rapid propagation, thus rendering the application of the theory to *Plantago* difficult. For this genus contains both annual and perennial species, and further there is great variation between the sections with

regard to the quantity of seeds produced. *Polynuron* has a wider distribution than any other section, but species belonging to it are characterised by long inflorescences which contain capsules producing 6—18 seeds, the largest quantity per capsule found in the genus. The average number is 2 to 3 seeds within a capsule. Thus the extensive range may not be due entirely to the age of the section, but quite possibly may be attributed to the efficiency of the reproductory system.

It is difficult to be quite sure that a species shows discontinued distribution, for the discontinuity may be due to lack of information. For instance, one is not prepared to state that *P. saxatilis*, *P. Lusitanica* and *P. psyllium* are the oldest species of the genus on the basis of scattered grouping alone. It is possible that the last named species may be old, for *P. Cynops* from the same section is found in two definite areas, Europe and Siberia, but there is no record of it being present in the countries of eastern Asia. Is it not also probable that a species may produce parallel mutants in more than one place at a time? This would be a further cause of interrupted distribution. *P. aristata* is very similar to *P. Patagonica*; the two have been considered synonymous by some authors, while others regard the former as a variety of *P. Patagonica*. Whether taken as a variety or separate species, *P. aristata* is found in only two States of America, Illinois and Texas; which fact tends towards the theory of duplicate mutation from *P. Patagonica* which is found in all America.

The wide distributions of *P. major*, *P. media*, and *P. lanceolata* may not be entirely natural, for in the past they have been used medicinally; the crushed leaves were applied to wounds from dog-bites as a preventive against hydrophobia. *P. major* and *P. lanceolata* are also cultivated as fodder plants. Similarly *P. arenaria* and *P. psyllium* are grown on account of their rich endowment of mucilage in the seed coat which is used commercially to dress fabrics, and this may account for the scattered distribution of the latter. There is, however, no record of the seeds of *P. Cynops* being used for this purpose.

Assuming that the origin of *Plantago* lay in Central Asia, *P. ovata* would also appear to be one of the oldest species in the genus, for it is found all over Asia and in most of the Mediterranean countries. The geographic distribution of this species was the main argument in

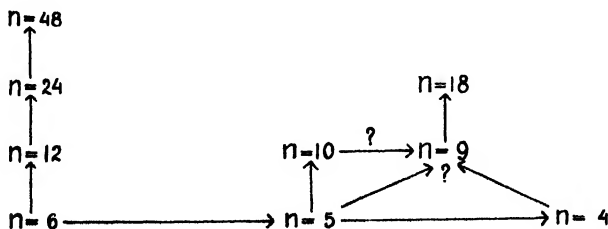
favour of establishing 4 as the fundamental number of the genus, but further facts have thrown doubt upon this theory.

The localised species examined for this paper are *P. arborescens*, *P. Raoullii*, *P. gentianoides*, and *P. tibetica*. The first three are drawn from sections with endemic tendencies. The shrubby members of *Psyllium* with the exception of *P. Cynops* are confined to limited areas of the Mediterranean region, while species of *Leptostachys* are found in similar small areas in Australasia. *P. gentianoides* of the last section is unique for it is limited to the regions of Tibet and Mount Olympus. From WILLIS's theory these two sections would appear to be of late origin. *P. tibetica* is drawn from *Polynaeuron*, otherwise considered to be an old section. It may be that vitality was suddenly renewed by some member of the section.

5. General conclusions on the phylogeny of PLANTAGO

Although this subject has been examined from all angles, very few definite conclusions can be drawn, for so often the evidence proves to be conflicting, or else as in the case of chromosome morphology the little evidence obtained is negligible.

If when considering the question of evolution from the point of view of chromosome number, we take the diploids of $2n=12$ to be the original species, then the following scheme unfolds itself:



On the same basis, the sections of the genus can be arranged in three groups. 1. Sections composed entirely of diploid ($2n=12$) species. 2. Sections which contain both diploid and tetraploids of base number 6, as well as species of the low chromosome order, and 3. Sections made up of polyploid species only.

I.	II.	III.
<i>Diploid Sections.</i>	<i>„Mixed” Sections.</i>	<i>Polyplloid Sections.</i>
Polyneuron	Coronopus	Plantaginella
Heptaneuron	*Bauphula	Lamrosantha.
Arnoglossum	Neoplantago HARMS.	
Oreades		
Psyllium.		

* Listed here on account of low chromosome number

Here group I contains the oldest sections and group III the youngest. If WILLIS' Age and Area Theory is accepted for *Plantago*, *Polyneuron* and *Heptaneuron* are again the oldest sections, and *Plantaginella* the youngest, though the two lines of argument do not agree when the rest of the sections are considered. Thus, up to the present it has been found impossible to draw up a scheme of evolution from one section to another, the most one can say is that *Polyneuron* and *Heptaneuron* are probably the oldest, and the other sections have arisen in unknown order from these two, until the forming of the youngest section, *Plantaginella*.

The present general activity shown by all sections of the genus, in the way of ability to colonise, or formation of new species, or tendency for wide geographic distribution, suggest that the genus is comparatively young, and that its vitality is at present at its height.

AFFINITIES OF THE PLANTAGINACEAE WITH OTHER FAMILIES ON THE BASIS OF CYTOLOGICAL INVESTIGATION

One has only to look through the previous work done on the relationships of this family to realise how difficult it is to assign to it a true position. Close affinity has been claimed by no fewer than six families.

In the first place, the fundamental differences between *Plantago* and the remaining genera make an estimate difficult for the original type of the family. The genus *Plantago* has species with hermaphrodite flowers, with a floral formula of $K_{(4)}\overline{C_{(4)}}\overline{A_4}G_{(2-4)}$, whereas *Bougeria* is remarkable for its polygamous flowers made up of 3—5 petals and 1—2 stamens. *Littorella* similarly shows important vari-

ation; here the flowers are monoecious, the single long stalked male flower bears a rudimentary style, and the sessile female flowers spring from the base on both sides. The latter have 3—4 sepals and corolla lobes and a 1-celled ovary.

A popular view, first put forward by EICHLER and DÖLL is that *Plantaginaceae* is derived from *Scrophulariaceae*, based upon the fact that the flower of *Veronica* is comparable if one admits that the superior lobe of the corolla corresponds to the union of two petals, and that a stamen has aborted as in the *Scrophulariaceae*. Further, the calyx segments in both are placed diagonally with relation to the floral axis. However, WERNHAM explodes this theory by drawing attention to the fact that in the allied *Littorella*, the calyx segments are not arranged diagonally.

VESQUE considers that the types of hair covering and structure of the stoma show reference to *Labiatae*.

BAILLON puts the family in the neighbourhood of *Solanaceae*, but without stronger evidence.

A liaison has also been established according to some authors between *Plantaginaceae* and *Primulaceae*, by the fruit and its method of dehiscence, both of which are identical in *Plantago* and *Angallis*, the isolation of the placenta, only shown at maturity in *Plantago*, recalling the characteristic free central placentation of the *Primulaceae*.

ENGLER and PRANTL point out the similarity of inflorescence typical of *Plantaginaceae* to *Jasione* and *Phyteuma*; the number of carpels varies between 2 and 3 in *Phyteuma*, and the flower is also 4-partite; moreover the analogy shows itself in the anatomical structure in the lack of medullary rays and the intermittent medullary bundles. The *Plantaginaceae* certainly lack the lactiferous tubes, but according to these authors these are also non-existent in *Goodeaniaceae* and *Candolleaceae*, which are connected with *Campanulaceae*.

LINDLEY regards the family as nearer to *Plumbaginaceae* than any other, since it „agrees with them in habit and also general structure of the flower”. BENTHAM and HOOKER also appear to be of this view.

WERNHAM disputes all these theories by stating that there seems to be no convincing evidence for the view that the Plantains are descended from any of the higher *Tubiflorae*, and concludes that „the ancestry of the family must be sought more remotely than

among the descendents of *Multiovatatae* and regards them as derived from the „apocynal plexus, on an evolutionary branch contemporary with the branches of the Transitional group”.

Table V gives a comparison of chromosome numbers known up to the present in families considered to be of near relationship to *Plantaginaceae*. It should be noted that this is merely a comparison; no attempt is made to prove affinity by chromosome number alone, since this is known to be too variable. In any case, with the exception of *Solanaceae* and *Plumbaginaceae* the families in question have too many „base numbers”.

<i>Family.</i>	<i>Chromosome Base Numbers.</i>
<i>Plantaginaceae</i>	5, 6.
<i>Scrophulariaceae</i>	6, 7, 8, 12, 15, 16, 17, 20 etc.
<i>Labiatae</i>	7, 8, 9, 10, 11, 12, 16, 17, 18.
<i>Solanaceae</i>	12.
<i>Primulaceae</i>	9, 11, 12, 13.
<i>Campanulaceae</i>	7, 8, 9, 16, 17.
<i>Plumbaginaceae</i>	7.

TABLE V

In some cases only the meiotic chromosomes of these families have been examined, but with one exception, the available drawings of the somatic metaphase plates show chromosomes very unlike those typical of *Plantago*, for they are much smaller and lack the characteristic constrictions. *Plumbaginaceae* alone possesses chromosomes with any similarity to *Plantago*.

Hence, here again cytological examination has failed to elucidate the troublesome question of the affinity of *Plantaginaceae*.

In conclusion I wish to thank Professor J. W. HESLOP HARRISON for the facilities of the Laboratory of the Botanical Department, Armstrong College, and also the members of the Staff for their interest and helpful criticism throughout the course of this study.

SUMMARY

1. Somatic metaphase plates were examined in forty species of *Plantago*; these revealed twenty-four diploids of $2n=12$, four diploids

of $2n=10$, one diploid of $2n=8$, one diploid of $2n=18$, eight tetraploids of $2n=24$, one tetraploid of $2n=36$, one octoploid of $2n=48$, and one sixteen-ploid of $2n=96$.

2. Based on the position of the spindle fibre constriction, six chromosome types were observed. The idiogram was obtained for each species.
3. Cytological investigations favoured a modification of both ENGLER and PRANTL's and DECAISNE's classification of the genus. The grouping by the former authors of *Leucopsyllium*, *Novorbis*, *Cleiosantha* and *Leptostachys* into one section is in agreement with the idiograms of the species involved, similarly, DECAISNE's segregation of *Mesembrynia* is indicated. ENGLER and PRANTL consider *Psyllium* to be a sub-class, but this was thought to be unnecessary.
4. The individual chromosome length was measured for ten species. This was found to vary between 2.0 and 4.7 μ . Fragmentation did not occur. The total amount of chromatic material varied considerably between the sections. *Coronopus* possessed species with the lowest figure and *Oreades* the highest. There was no significant difference in the dimensions of chromosomes for diploid and tetraploid species from the same section. The chromosomes of the octoploid species showed no reduction in length when compared with *P. major* ($2n=12$).
5. Comparison of the geographic distribution of the species showed that three sections are world wide in their range, and five out of the ten sections possess species with limited distribution.
6. Discussion on the variation of chromosome number in the genus led to putting forward the hypothesis that *Plantago* is monophyletic with six as the original base number from which new species have arisen by one of three methods (a) polyploidy, (b) reduction of chromosome number, followed in one case by duplication, or (c) hybridisation, again followed in one case by duplication.
7. The position of the constriction was found to be correlated with the chromosome length, but there was insufficient evidence to show which was the most primitive type of chromosome.
8. It was found impossible to draw up a scheme of evolution from one section to another on a cytological basis, but probably P o-

lyneuron and Heptaneuron are the oldest and the remaining sections have arisen in an unknown order from these two until the formation of the youngest section, *Plantaginella*.

9. Cytological examination failed to help in elucidating the affinities of the *Plantaginaceae*.

REFERENCES

- BABCOCK, E. B., and M. NAWASCHIN, 1930. The Genus *Crepis*. Bibliog. Genet., **6**, 1—90.
- BAILLON, *Hist. d. pl.* IX, p. 274—280.
- BARNÉoud F. MARIUS, 1845. Monographie Générale de la Famille des *Plantaginées*. Paris.
- BLACKBURN, K. B., 1928. Chromosome Number in *Silene* and the Neighbouring Genera. V. Int. Kon. Vererb., **1**, 439—446.
- BLACKBURN, K. B., and J. W. H. HARRISON, 1921. The Status of the British Rose Forms as determined by their Cytological Behaviour. Ann. Bot., **35**, p. 159.
- BLAKESLEE, A. F., 1922. Variations in *Datura* due to Changes in Chromosome Number. Amer. Nat., **56**, 16—31.
- BLAKESLEE, A. F., J. BELLING, and A. FARNHAM, 1923. Inheritance in tetraploid *Daturas*. Bot. Gaz., **76**, 329—373.
- BRIDGES, C. B., 1916. Non-disjunction as a Proof of the Chromosome Theory of Heredity. Genetics, **1**, 1—52, 107—163.
- BRIDGES, C. B., 1921b. Genetical and Cytological Proof of Non-disjunction of the Fourth Chromosome of *Drosophila melanogaster*. Proc. Nat. Acad. Sci., **7**, 186—192.
- BRUNN, H., 1930. The Cytology of the Genus *Primula*. A Preliminary Report. Sv. Bot. Tidskr., **24**, 468—475.
- CLAUSEN, J., 1927. Chromosome Number and the Relationship of Species in the Genus *Viola*. Ann. Bot., **41**, 677—714.
- COUR, L. LA, 1931. Improvements in Everyday Technique in Plant Cytology. Journ. Roy. Micr. Soc., **51**, 119—126.
- DARLINGTON, C. D., 1932. „Recent Advances in Cytology". London (J. and A. Churchill).
- DECAISNE in DE CANDOLLE's *Prodromus Systematis naturalis regni vegetabilis*.
- DELAUNAY, L. N., 1926. Phylogenetische Chromosomenverkürzung. Zeits. Zellforsch. u. mikr. Anat. **4**, 338—364.
- DELAUNAY, L. N., 1929. Kern und Art. Typische Chromosomenformen. Planta, **7**, 100—112.

- EKSTAND, H., 1918. Zur Zytologie und Embryologie der Gattung *Plantago*. (Vorläufige Mitteilung). Svensk. Bot. Tidskr., **12**, 202—206.
- ENGLER and PRANTL, *Die Natürlichen Pflanzenfamilien*, IVb, 370 Leipzig (Engelmann).
- GAISER, L., 1927. Chromosomes in *Anthurium*. Trans. R. Soc. Canada, XXI.
- GATES, R. R., 1915b. Amer. Jl. of Bot., **2**, 519ff.
- HASEGAWA, N., 1923. Comparison of Chromosome Types in *Disporum*. Cytologia, Vol. **3**, No. 4.
- HEILBORN, O., 1928. Chromosome Studies in *Cyperaceae*, Hereditas, XI.
- HEITZ, E., 1927a. Ueber Multiple und Aberrante Chromosomenzahlen. Abhandl. Naturw. Ver. Hamburg, XXI.
- HEITZ, E., 1928a. Planta, **5**, 725ff.
- HOLLINGSHEAD, L. and F. B. BABCOCK, 1930. Chromosomes and Phylogeny in *Crepis*. Univ. Calif. Pub. Agr. Sci., **6**, 1—53.
- HURST, C. A., 1927. Differential Polyploidy in the Genus *Rosa* L. Verh. d. V. Intern. Kongr. für Vererbungsl., Berlin. 866—906
- IKENO, 1929. On the Results of Crossing Two *Plantago* Species. Japan. Journ. Bot., 1929. **4**, 303—306.
- JARETSKY, R., 1928. Histologische und Karyologische Studien an *Polygonaceae*. Jahrb. wiss. Bot., **69**, 357—490.
- JARETSKY, R., 1929. Die Chromosomenzahlen in der Gattung *Matthiola*. Ber. Deutsch. Bot. Ges. XLVII. 82.
- JORGENSEN, C. A., 1923. Studies on *Callitrichaceae*. Dansk. Bot. Tidsskr., **38**, 81—126.
- KAGAWA, F., 1927. Cytological Studies on *Triticum* and *Aegilops* I.
- KUWADA, Y., 1919. Jl. Coll. Science Imp. Univ. Tokyo, **39**, Nr. 10.
- LEHMANN, E., 1922. Theorien der Oenotherenforschung. Jena.
- LEWITSKY, G. A., 1929b. Über die Cytologische Methode in der Systematik. Zusätze zur Liste der Vorträge und Thesen des Kongresses für Genetik, Pflanzen und Tierzüchtung in Leningrad.
- LEWITSKY, G. A., and E. J. TRON, 1930. Zur Frage der Karyotypischen Evolution der Gattung *Muscari* MILL. Planta, **9**, 760—775.
- LINDLEY, J., *Introduction to Natural System of Botany*. London.
- LOTSY, J. P., and L. COCKAYNE, 1925. Evolution im Lichte der Bastardierung betrachtet. Genet. VII. 365.
- MANTON, I., 1930. A Note on the Cytology of the Genus *Matthiola*. Mem. and Proc. of the Manchester Lit. and Phil. Soc. LXXIV., 53.
- MANTON, I., 1932. Introduction to the General Cytology of the *Cruciferae*. Ann. Bot., Vol. **46**, 509.
- MARCHAL, EM., 1920. Mem. Acad. R. Belgique Cl. Science, Ser. 2, **4**, 3ff.
- MATHER, K., 1932. Chromosome Variation in *Crocus* I. J. Genet., XXVI, 1, 129—142.
- MCCULLAGH, D. M., 1932. Preliminary Notes on the Morphology of Chromosomes in *Plantaginaceae*. Proc. Univ. Durham Phil. Soc., IX, 1, 40—46.
- MIJAJI, Y., 1929. Studien über die Zahlenverhältnisse der Chromosomen bei der Gattung *Viola*. Cytologia, **1**, 28—58.

- NAWASCHIN, M., 1915. Haploid, Diploid and Triploid Nuclei in *Crepis virens* VILL. Mem. Soc. Nat. Kiew, 25, 139—152.
- PAINTER, T. S., 1925. A Comparative Study of the Chromosomes of Mammals Amer. Nat., **59**, 385—409.
- PAINTER, T. S., and H. J. MÜLLER, 1929. Parallel Cytology and Genetics of Induced Translocations and Deletions in *Drosophila*. J. Hered., **20**, 287—298.
- PERCIVAL, J., 1921. *The Wheat Plant*. London.
- ROBERTSON, W. R. B., 1916. Chromosome Studies I. Taxonomic Relationship shown in Chromosomes of *Tettigidae*, and other Sub-families of the *Acrididae*; V-shaped Chromosomes and their Significance in *Acrididae*, *Locustidae*, and *Gryllidae*; Chromosomes and Variation. J. Morphol., **27**, 179—332.
- ROSENBERG, O., 1918. Chromosomenzahlen und Chromosomendimensionen in der Gattung *Crepis*. Arch. f. Bot., **15**, 1—16.
- SAX, K., 1922. Sterility in Wheat Hybrids II. Chromosome Behaviour in partially sterile Hybrids. Genetics, **7**, 513—552.
- SINOTO, Y., 1925. Notes on the Histology of a Giant and an Ordinary Form of *Plantago*. Bot. Mag. Tokyo, Vol. XXXIX, 462.
- SVESHNIKOVA, I. N., 1927. Karyological Studies in *Vicia*. Bull. App. Bot. of Gen. and Plant Breeding, **17**, No. 3.
- TAYLOR, W. R., 1924b. Cytological Studies on *Gasteria* I. Chromosome Shape and Individuality. Amer. J. Bot., **11**, 51—59.
- TAYLOR, W. R., 1925a. The Chromosome Morphology of *Velltheimia*, *Allium* and *Cyrtanthus*. Amer. J. Bot., **12**, 104—115.
- TAYLOR, W. R., 1925b. Cytological Studies on *Gasteria* II. A Comparison of the Chromosomes of *Gasteria*, *Aloe*, and *Haworthia*. Amer. J. Bot., **12**, 219—233.
- TAYLOR, W. R., 1925c. Chromosome Constrictions as Distinguishing Characteristics in Plants. Amer. Jour. Bot., **12**, 238—244.
- VESQUE, MAURY, 1885. Annal. de Nat. Bot., **6**, Ser. I.
- WERNHAM, H. F., 1913. Floral Evolution with Particular Reference to the Sympetalous Dicotyledons. New Phyt., Vols. XI and XII.
- WILSON, E. B., 1925. *The Cell in Development and Heredity*. New York (Macmillan).

DIE ERBLICHKEIT DER BOHNENFORM UND DES BOHNENGEWICHTES BEI PHASEOLUS VULGARIS

I. DIE GESELBSTETEN LINIEN

von

G. P. FRETZ und G. WANROOY

(*Manuskript eingegangen am 16. Februar 1934*)

Mit 18 Tabellen und 7 Abbildungen

Die im Nachstehenden beschriebene Untersuchung ist in Anschluss an die Untersuchungen, die einer von uns über die Erbllichkeit der Kopfform beim Menschen angestellt hat, vorgenommen worden. Den Ausgangspunkt derselben bildeten die Veröffentlichungen JOHANNSENS (1903, 1907, 1926).

JOHANNSEN beschreibt in „Erblichkeit in Populationen und in reinen Linien“ (1903) eine grosse Anzahl reiner Linien. Diese betreffen Bohnen verschiedenartiger Dimensionen. In der Ausgabe seines Lehrbuches von 1926 vermerkt JOHANNSEN auch das Resultat von Kreuzungen in der ersten Bastardgeneration. Der Zweck unserer Untersuchung ist, nachzuforschen, wie sich Bohnen von verschiedener Form bei Kreuzung verhalten, was Dominanz (F_1), und Spaltung (F_2) betrifft. Die Aufmerksamkeit der Untersucher der Erbllichkeit beim Menschen auf sein Werk hat JOHANNSEN besonders durch seine Veröffentlichung „Über Dolichocephalie und Brachycephalie“ (1907) auf sich gelenkt, in welcher er in Anschluss an seine Erfahrungen bei dolicho- und brachyspermen Bohnen, auch für die Brachy- und Dolichocephalie beim Menschen, die Beziehung von Dimension und Index bespricht (s.a. FRETZ, 1922).

Durch die Freundlichkeit Prof. WINGES in Kopenhagen erhielten wir unser Ausgangsmaterial. Unsere Untersuchungen sind in dem Laboratorium für Erbllichkeitslehre an der Landwirtschaftlichen Hochschule in Wageningen angestellt, wo Prof. HONING uns Gastfrei-

heit gewährte. Wir sind dadurch Prof. WINGE und Prof. HONING zu grossem Danke verpflichtet.

DAS MATERIAL. *Phaseolus vulgaris*

I. 13 Samen durch Selbstbestäubung im Jahre 1930 erhalten.

Prof. WINGE bemerkt hierzu: „Probably not entirely constant, even if it is from controlled selfing through 5 generations. If differences are really present, they must be so small, that they will have no influence upon the segregation, when used for crossing”.

Saatfarbe: normal braun. Blütenfarbe gelblich weisz. Wir nennen diesen Samen Linie I.

II. 30 Samen durch Selbstbestäubung im Jahre 1930 erhalten.

Prof. WINGE bemerkt dazu: „This is JOHANNSENS Linie „O” from old time. Controlled selfing through many years”.

Saatfarbe: normal braun. Blütenfarbe violett. Wir nennen diesen Samen Linie II.

Linie O kommt in JOHANNSENS Veröffentlichung über reine Linien (1903, S. 23) vor. In der dritten Ausgabe seines Lehrbuches (1926) kommt Linie O als Linie XIX (1926, S. 183 und S. 192) vor. Eventuelle Einwirkung durch Auslese auf das Gewicht ist studiert.

Wir beginnen mit der Besprechung des Ausgangsmaterials und der Resultate des Aussäens der einzelnen Bohnen. Sie ergibt eine Bestätigung der Resultate JOHANNSENS (1903, 1926), dass in reinen Linien keine Auslese möglich ist. Selektion und Regression (GALTON) kommen vor in Populationen.

Wir haben von den Bohnen Stück für Stück die Länge, Breite, Dicke und das Gewicht bestimmt. Wir gebrauchten für die Messungen das von JOHANNSEN angegebene Instrument, das uns von der Firma LEVRING und LARSEN. Kopenhagen, geliefert wurde. Die Messungen des Ausgangsmaterials sind auf der Milligrammwage vorgenommen, alle späteren Messungen mit einer Wage mit Luftdämpfung.

Die Samenfarbe der Bohnen des Ausgangsmaterials ist genau bestimmt. Sie sind einander ähnlich. Auch bei den Kreuzungen wird dieselbe Farbe wahrgenommen. Die Samenfarbe ist daher nicht weiter untersucht.

Die Dimensionen, Gewichte und Indices der 13 Bohnen von Linie I sind auf Tabelle 1 (S. 63), diejenigen der 30 Bohnen von Linie II auf Tabelle 2 (S. 64) angegeben.

Linie II ist, wie oben gesagt, JOHANNSENS Linie O von 1903 und Linie XIX von 1926.

Das Gewicht der Ausgangsbohne von 1900 der Linie O war 270 mg. Das Durchschnittsgewicht der Ernte von 1901 war 310 mg, und 1902 war das Durchschnittsgewicht der ganzen Linie 351 mg (s. 1903, S. 23). Das Durchschnittsgewicht der Ernte in den Jahren 1902—1907 (s. 1926, S. 192) war von der Minusreihe bezw. 358, 402, 314, 383, 379 und 374 mg, und von der Plusreihe bezw. 348, 410, 326, 392, 399 und 370 mg.

Von unserem Ausgangsmaterial von 20 Bohnen ist das Durchschnittsgewicht (Tabelle 2) 381,5 mg, das folglich gut zu den erwähnten Gewichten von JOHANNSENS Erntejahren passt.

Aus Tabelle 1 und 2 ersieht man, dass die Dimensionen und die Gewichte der Bohnen von Linie I und von Linie II untereinander deutlich verschieden sind. Für den Index sind die Unterschiede noch grösser.

Die Länge und die Breite der Bohnen von Linie I sind grösser als diese Dimensionen von Linie II; die Dicke ist kleiner. Es ist dies ein günstiger Umstand für die Untersuchung.

Von Linie I sind alle 3 Indices der Bohnen niedriger als diejenigen von Linie II.

Auch die Gewichte der Bohnen der beiden Linien weichen voneinander ab: diese haben eine grosse Variationsbreite bei beiden Linien.

Durch die ziemlich grossen Unterschiede der Masse, der Gewichte und der Indices der Bohnen der beiden Linien erscheint das Material für unsere Untersuchung geeignet.

Am Ende der Beschreibung des Ausgangsmaterials der I- und der II-Linie geben wir noch die folgende Übersicht:

I	II
grosse und platte Bohnen.	kleine und dicke Bohnen.
Länge 14,8—15,2 mm lang	10 —11 mm kurz
Breite 8,8— 9,2 mm breit	7,5— 8 mm schmal
Dicke 6 — 6,2 mm platt oder dünn	6,5— 7 mm dick
LB-Ind. 58—62 dolichosperm	72—75 brachysperm
LD-Ind. 40—42	62—75
BD-Ind. 66—72	85—90
Gewicht 500—600 mg	375—425 mg
duff	glänzend

Die I-Linie. 13 Bohnen

Acht Bohnen des Ausgangsmaterials sind in Töpfen gepflanzt, die übrigen 5 im Freien.

Die Ernte besteht aus Hülsen, die durch freie Bestäubung und erzwungene Selbstbestäubung erhalten sind. Bekanntlich ist bei Bohnen Fremdbestäubung selten, sodass freie Bestäubung faktisch auf dasselbe hinausläuft, wie die erzwungene Selbstbestäubung. Die Bohnen wurden gemessen und gewogen. Bei dieser Beschäftigung zeigte sich, dass nur eine vereinzelte Bohne eine etwas unregelmässige Form hatte. Alle Bohnen sind in derselben Reihenfolge, wie sie in der Hülse liegen, untersucht worden; oft ist die letzte in der Reihe die kleinste. Mitunter ist diese letzte Bohne so klein, (z.B. halb so schwer oder noch weniger), dass sie bei den Berechnungen ausgeschlossen ist (JOHANNSEN, 1903, S. 40). Auch enthält bisweilen von derselben Pflanze eine Hülse allein grosse Bohnen, während eine andere Hülse eine kleinere Anzahl Bohnen enthält, die alle klein sind.

Die Anzahl Bohnen, die wir 1932 von der I-Linie ernten konnten und danach massen, ist nicht gross: es sind 111 Bohnen, die durch erzwungene Selbstbestäubung erzielt wurden und 485 Bohnen durch freie Selbstbestäubung. Von jeder ausgesäten Bohnen haben wir die Durchschnittswerte des Ertrages berechnet (siehe Tab. 3—9¹⁾). Die Anzahl Bohnen, die wir von der II-Linie ernteten, ist grösser als diejenige der I-Linie. Daher sind die Bohnen der II-Linie etwas ausführlicher besprochen worden (S. 69, Tab. 10—16, Abb. 1—7).

Aus Tab. 3 erhellt, dass in bezug auf die *Länge* im Jahre 1932 keine Auslese besteht. Die Ausgangsbohnen sind nach abnehmender Länge gruppiert (15,3—12,8); die Durchschnittslängen der Bohnen bzw. nach erzwungener Selbstbestäubung und nach freier Bestäubung sind willkürlich über die Tabelle verbreitet (Tab. 3, Spalte 5 und Spalte 11). Die Standardabweichung ist ziemlich gross und divergiert ziemlich stark; ebenso ist die Variationsbreite recht gross.

¹⁾ Wir verwendeten die Formeln JOHANNSEN's (1926). $M = \frac{\Sigma pa}{n} - b$.

$\sigma = \pm \sqrt{\frac{\Sigma pa^2}{n} - b^2}$. $m_M = \frac{\sigma}{\sqrt{n}}$, $m_\sigma = \frac{\sigma}{\sqrt{2n}}$. Und für der Korrelationskoeffizienten $r = \frac{\Sigma (Dx \times Dy)}{n \times \sigma_x \times \sigma_y}$ (JOH. S. 348) en $m_r = \frac{1 - r^2}{\sqrt{n}}$.

Die mittlere Länge der 13 Bohnen des Ausgangsmaterials beträgt 14,8 mm. Der Durchschnittswert der Durchschnittslängen der Bohnen aus erzwungener Selbstbestäubung ist 16,1 mm, derjenigen aus freier Selbstbestäubung ist 15,5 mm. Auch unter Berücksichtigung des wahrscheinlichen Fehlers sind die Bohnen der Ernte von 1932 durchschnittlich etwas länger als die Ausgangsbohnen.

Die Standardabweichung von den mittleren Breiten (Tab. 4) ist etwas kleiner als diejenige von den mittleren Längen. Die Variationskoeffizienten von Breite und Länge weichen nicht viel voneinander ab.

Auch bei der Dicke (Tab. 5) wird keine Selektion beobachtet. Ebenso ist die durchschnittliche Dicke der Bohnen der Ernte von 1932 etwas grösser als diejenige des Ausgangsmaterials. Somit sind alle drei Dimensionen der Bohnen der Ernte von 1932 etwas grösser als diejenigen des Ausgangsmaterials. Dies gilt auch für das Gewicht (Tab. 6).

Die Standardabweichung vom Gewicht ist gross und wechselnd. Selektion konnte nicht festgestellt werden. Das Durchschnittsgewicht der Bohnen, die von der Ausgangsbohne mit dem kleinsten Gewicht (No. 13, 34,7 cg) geerntet wurden, erreicht das Durchschnittsgewicht der ganzen Ernte der Bohnen nach freier Bestäubung (42 Bohnen; $Gm = 59,9 \pm 1,24$; Gm insgesamt = 59,6).

Die Indices sind in den Tab. 7—9 vermeldet.

Der Längen-Breiten-Index (Tab. 7) hat eine Standardabweichung, die etwas Schwankung aufweist und etwas grösser ist, als die Standardabweichung, die für menschliches Material gefunden wird. So findet FRETs (1922; S. 482) eine Standardabweichung von 1,1 von einem Material von 3604 männlichen und weiblichen Individuen.

Der mittlere Längen-Breiten-Index des Materials von 1932 ist etwas niedriger als derjenige des Ausgangsmaterials. Dies kommt dadurch, dass die Durchschnittslänge der Bohnen der Ernte von 1932 in Bezug auf das Ausgangsmaterial mehr zugenommen hat als die Breite und dadurch, dass mit zunehmender Länge der Durchschnittsindex sinkt (vergl. S. 61).

Die Standardabweichung vom Längen-Dicken-Index (Tab. 8) ist etwas kleiner als diejenige vom Längen-Breiten-Index. Die Variationskoeffizienten werden nicht viel voneinander abwei-

chen. Der mittlere Längen-Dicken-Index des Materials von 1932 ist etwas niedriger als derjenige des Ausgangsmaterials. Der Unterschied ist nicht so gross wie für den Längen-Breiten-Index, weil die durchschnittliche Dicke mehr zugenommen hat als die durchschnittliche Breite.

Die Standardabweichung vom Breiten-Dicken-Index (Tabelle 9) ist die grösste von den drei Indices. Für die Variationskoeffizienten wird der Unterschied kleiner sein. (vergl. auch S. 56).

Der durchschnittliche Breiten-Dicken-Index des Materials von 1932 ist etwas grösser als für das Ausgangsmaterial. $\left(I = 100 \frac{Di}{Br} \right)$.

Dies kommt dadurch, dass die mittlere Dicke mehr zugenommen hat als die mittlere Breite. Ausserdem steigt bei zunehmender Dicke der mittlere Index und sinkt der mittlere Index bei zunehmender Breite (vergl. ausserdem S. 61).

Weder aus den berechneten Durchschnittswerten der Dimensionen und der Gewichte noch aus den berechneten mittleren Indices ergibt sich, dass 1932 in der I-Linie Selektion stattgefunden hat. Die mittleren Dimensionen und Gewichte sind für die Ernte von 1932 etwas grösser als für das Ausgangsmaterial.

Die II-Linie. (Linie „O“ JOHANNSENS 1903; Linie xix 1926).
30 Bohnen. Siehe Tabelle 2, S. 64

Alle diese Bohnen sind im Frühling 1932 ausgesät; durch erzwungene Selbstbestäubung und freie Bestäubung haben wir von fast allen Bohnen Nachkommenschaft erhalten. Einige sind im Treibhaus, die anderen im Freien grossgezogen.

Die Resultate der Messungen, des Wiegens und der Berechnungen der Indices sind in den Tabellen 10—16 und den Abbildungen 1—7 angegeben.

Aus den Tabellen und vor allem aus den graphischen Darstellungen sehen wir, dass auch in der neuen Generation der von uns ausgesäten Bohnen keine Auslese stattgefunden hat.

Die Durchschnittslänge der durch erzwungene Selbstbestäubung erhaltenen Samen ist öfters kleiner als die von Samen, die durch freie Bestäubung erhalten wurden. Der Grund dafür ist die Verschiedenheit der äusseren Verhältnisse. Einige äusserste Werte beruhen

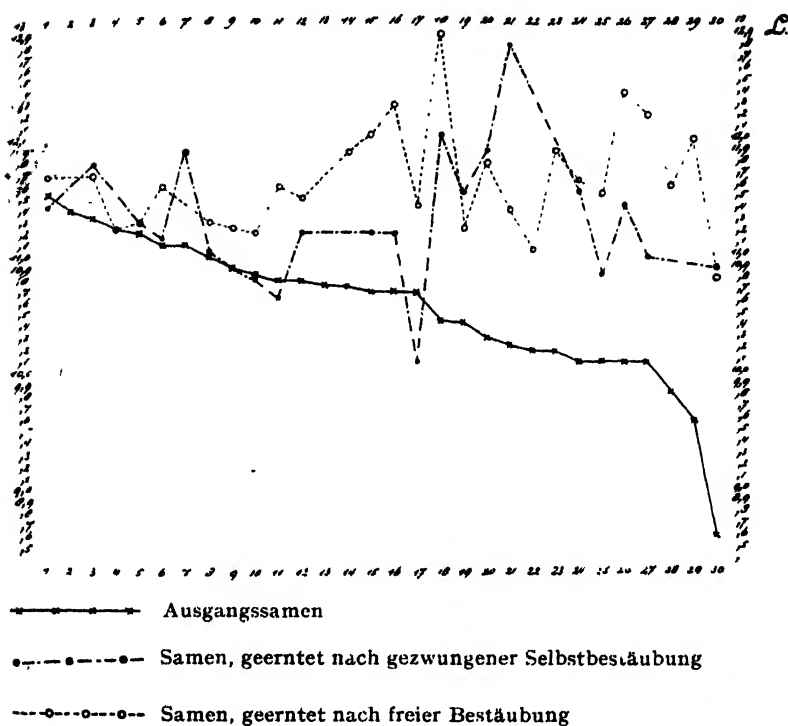


ABB. 1. Die Länge. Die neue Generation der II. Linie (1932).

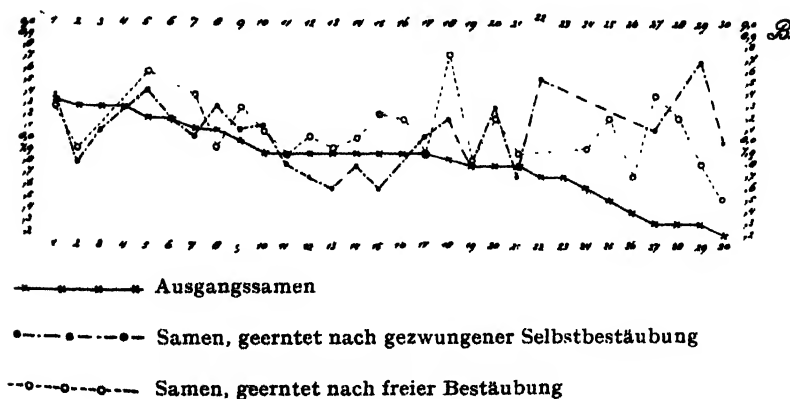


ABB. 2. Die Breite. Die neue Generation der II. Linie (1932).

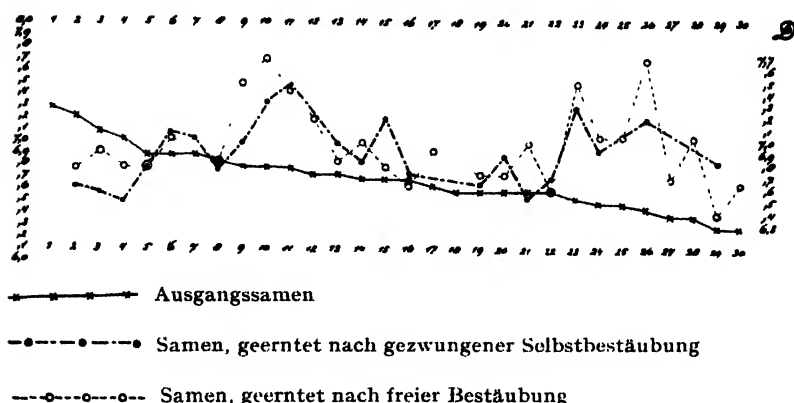


ABB. 3 Die Dicke Die neue Generation der II. Linie (1932)

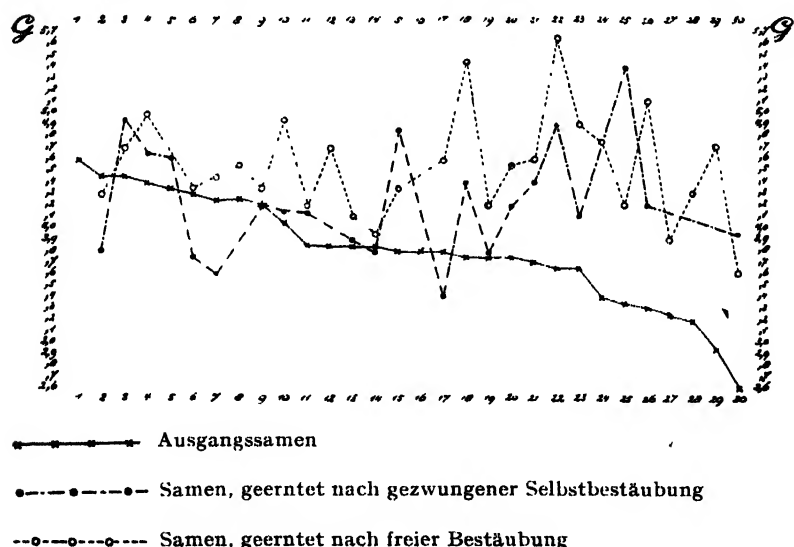


ABB. 4. Das Gewicht. Die neue Generation der II. Linie (1932)

auf der kleinen Anzahl; Bohne Nr. 19 z.B. lieferte nach erzwungener Selbstbestäubung nur 13 Samen, Bohne Nr. 21 nur 9 Samen. Auch einige extreme Durchschnittswerte der Ernte von Bohnen mit freier Bestäubung beruhen auf der kleinen Anzahl. Bohne Nr. 15 lieferte nur 9 Samen, Nr. 16 11 Samen und Nr. 18 lieferte 24 Samen.

Die Durchschnittslänge der 30 Ausgangsbohnen ist 10,65 mm. Die

mittlere Länge von 22 Durchschnittslängen von Samen nach erzwungener Selbstbestäubung ist 11,3 mm; von 27 Durchschnittslängen von Samen durch freie Bestäubung beträgt sie 11,6 mm.

Die Variabilität der Länge der Bohnen der verschiedenen Pflanzen erhellt aus Tab. 10 und Abb. 1. Die Standardabweichung variiert von $0,42 \pm 0,042$ bis $0,97 \pm 0,107$ und ist nicht besonders gross (S. 50).

Auch die mittlere Breite (Tab. 11 und Abb. 2) ist bei Bohnen, die durch erzwungene Selbstbestäubung erhalten wurden, meistens

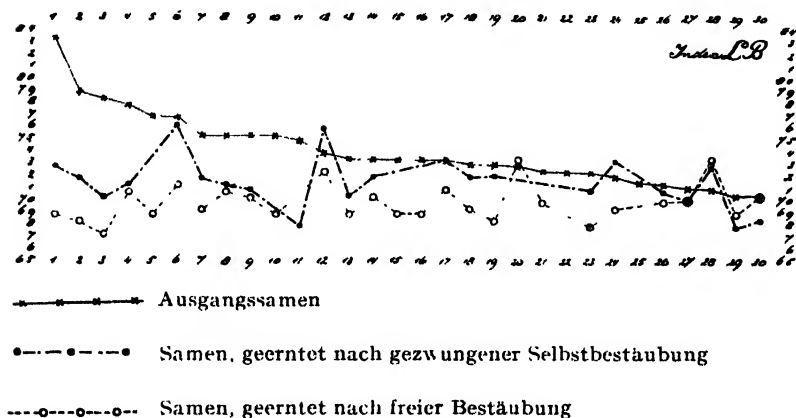


ABB. 5 Der Längenbreitenindex. Die neue Generation der II Linie (1932)

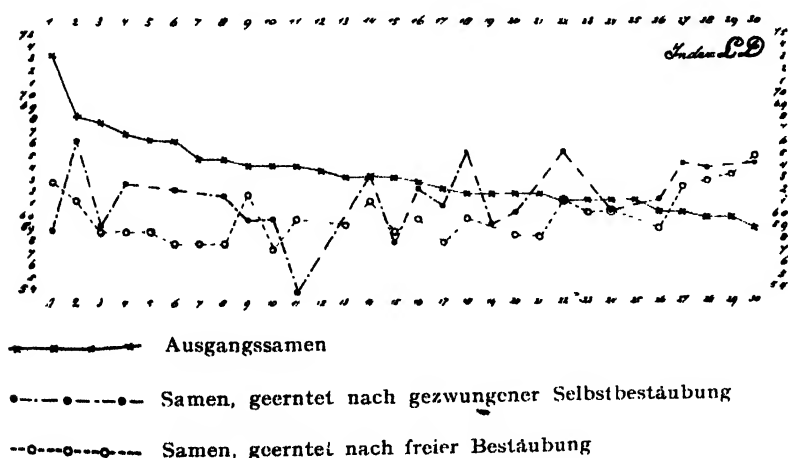


ABB. 6. Der Längendickenindex. Die neue Generation der II. Linie (1932)

etwas kleiner als bei Bohnen nach freier Bestäubung. Unter äussersten Werten trifft man kleine Anzahlen an; Nr. 18 mit freier Bestäu-

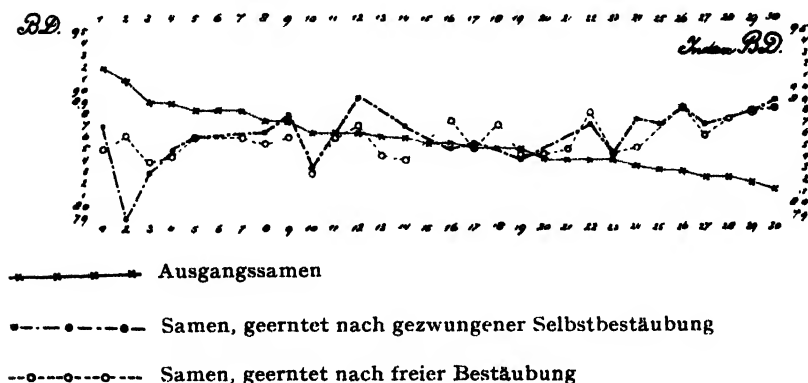


ABB. 7. Der Breitendickenindex. Die neue Generation der II. Linie (1932)

bung besteht aus 11 Bohnen, die mittlere Breite ist 8,75 mm. Nr. 29 nach erzwungener Selbstbestäubung besteht aus 10 Bohnen, die mittlere Breite ist 8,68 mm. Von Nr. 22 nach erzwungener Selbstbestäubung und nach freier Bestäubung sind die Anzahlen 36 und 24, die Breiten sind 8,55 und 8,91 mm.

Die mittlere Breite der 30 Ausgangsbohnen ist 7,8 mm. — Die mittlere Breite von 22 Durchschnittsbreiten von Bohnen nach erzwungener Selbstbestäubung ist 8,05 mm, und diejenigen von 27 Durchschnittsbreiten von Bohnen nach freier Bestäubung ist 8,13 mm. Unter Berücksichtigung des wahrscheinlichen Fehlers ist der Unterschied sehr gering oder unsicher.

Die Variabilität der Breite erhellt aus den Daten der Tab. 4. Die Standardabweichung variiert von $0,21 \pm 0,027$ bis $0,55 \pm 0,055$ und ist kleiner als diejenige der Länge.

Die mittlere D i c k e (Tabelle 12 und Abb. 3) verhält sich wie die beiden anderen Dimensionen. Die mittlere Dicke der 30 Ausgangsbohnen ist 6,76 mm.

Der Mittelwert von 22 Durchschnittsdicken von Bohnen nach Selbstbestäubung beträgt 6,92 mm und derjenige von 27 Durchschnittsdicken von Bohnen nach freier Bestäubung ist 6,98 mm.

Auch die Dicke von Bohnen nach erzwungener Selbstbestäubung ist also etwas kleiner als diejenige von Bohnen nach freier Bestäu-

bung. Auch ist hier die Durchschnittsdicke der Bohnen des Ausgangsmaterials etwas kleiner als diejenige der Nachkommenschaft.

Die Standardabweichung der Dicke wechselt von $0,2 \pm 0,03$ bis $0,43 \pm 0,045$ (und $0,58 \pm 0,058$) und stimmt überein mit derjenigen der Breite.

Auch aus dem Durchschnittsgewicht (Tab. 13 und Abb. 4) der Nachkommenschaft der gesondert ausgesäten 30 Bohnen der Linie II ist keinerlei Selektion erkennbar; (vergl. hierbei auch JOHANNSEN 1926, S. 192). Das Durchschnittsgewicht der Bohnen mit freier Bestäubung ist meistens etwas grösser als dasjenige von Bohnen mit erzwungener Selbstbestäubung. Äusserste Werte rühren von den kleinen Anzahlen her.

Das mittlere Gewicht der 30 Bohnen des Ausgangsmaterials ist 385,5 mg. Der mittlere Wert der durchschnittlichen Gewichte der Nachkommenschaft von 22 Bohnen mit erzwungener Selbstbestäubung beträgt 423 mg, derjenige von 27 Bohnen mit freier Bestäubung 454 mg. Auch mit Berücksichtigung des wahrscheinlichen Fehlers können wir sagen, dass das Durchschnittsgewicht der Bohnen der Ernte von 1932 etwas grösser als dasjenige des Ausgangsmaterials ist.

Die Standardabweichung des Gewichtes schwankt zwischen $35,1 \pm 4,2$ und $77,6 \pm 7,8$. Die Variabilität des Gewichtes der Bohnen ist also viel grösser als diejenige der Dimensionen; sie ist derjenigen des Materials JOHANNSENS (1926, Tab. S. 192) analog; bei unserem Material ist sie etwas grösser. (Ich habe davon abgesehen, die Variationskoeffizienten noch speziell zu berechnen. Die Variabilität des Gewichtes wird etwa 2 oder 3 mal so gross wie diejenige der Dimensionen, ausgedrückt in dem Variationskoeffizienten $V = \frac{100 \sigma}{M}$, sein.)

Die *Indices* finden wir in den Tabellen 14—16 und den Abbildungen 5—7. Auch diese weisen keine Auslesewirkung auf.

Die *Längen-Breiten-Indices* (Tab. 14, Abb. 5) sind niedriger als vom Ausgangsmaterial, und die *Indices* der Bohnen, die nach freier Bestäubung erhalten wurden, sind niedriger als die *Indices* der Bohnen nach erzwungener Selbstbestäubung.

Der durchschnittliche LB-Index des Ausgangsmaterials ist 74,3, derjenige der Generation nach erzwungener Selbstbestäubung 71,6 und derjenige nach freier Bestäubung 70.

Die Unterschiede zwischen diesen 3 LB-Indices beruhen darauf,

dass die mittlere Länge der Bohnen der Ernte von 1932 mehr zugenommen hat als die mittlere Breite und auf der Zunahme der Masze (siehe S. 000).

Die mittlere Länge der Bohnen des Ausgangsmaterials ist 10,65 mm (Tab. 2), diejenige der Generation nach erzwungener Selbstbestäubung 11,3 mm und diejenige nach freier Bestäubung 11,6 mm.

Die Standardabweichung schwankt zwischen $2,5 \pm 0,35$ und $5,0 \pm 0,49$.

Die Längen-Dicken-Indices (Tab. 15, Abb. 6) sind meistens niedriger als die Indices des Ausgangsmaterials (Abb. 6). Die mittleren LD-Indices sind bezw. 63,6 für das Ausgangsmaterial, 61,4 für die Bohnen nach erzwungener Selbstbestäubung und 60,1 für die Bohnen nach freier Bestäubung.

Einen extremen Wert unter den Indices von Bohnen nach erzwungener Selbstbestäubung hat Nr. 11 (alte Nr. 21); der mittlere Index ist 53,9; die Anzahl Bohnen ist nur 9. Ein derartig niedriger Wert hat Einfluss auf das Gesamtergebn und bewirkt auch, dass der Durchschnittswert der mittleren Indices der Bohnen nach erzwungener Selbstbestäubung ziemlich niedrig ist.

Die Bedeutung der Tatsache, dass die mittleren LD-Indices von Bohnen nach erzwungener Selbstbestäubung und nach freier Bestäubung niedriger sind als der LD-Index der Bohnen des Ausgangsmaterials ist auch hier (ebenso wie für den LB-Index) die grössere Zunahme der Durchschnittslänge der Bohnen der Ernte von 1932 als der Dicke und der Zunahme der Dimensionen (siehe S. 61).

Die Breiten-Dicken-Indices (Tab. 9, Abb. 7) verhalten sich scheinbar anders als die LB-Indices und die LD-Indices (vergl. Abb. 7 mit Abb. 5 und Abb. 6). Die mittleren BD-Indices der Bohnen nach erzwungener Selbstbestäubung und nach freier Bestäubung sind niedriger als die höchsten Indices der Bohnen des Ausgangsmaterials und höher als die niedrigsten (siehe Abb. 7).

Der mittlere BD-Index der Bohnen 1—10 des Ausgangsmaterials (Tab. 16) ist 88,8 derjenige der Bohnen nach erzwungener Selbstbestäubung 84,7 und der Index der Bohnen nach freier Bestäubung 85,2. — Der mittlere BD-Index der Bohnen 11—20 des Ausgangsmaterials ist 85,6, derjenige der Bohnen nach erzwungener Selbstbestäubung 86,2 und derjenige der Bohnen nach freier Bestäubung 85,5. Der mittlere BD-Index der Bohnen 21—30 des Ausgangsma-

terials schliesslich beträgt 83,0, derjenige nach erzwungener Selbstbestäubung 87,3 und derjenige nach freier Bestäubung 86,8.

Der Durchschnitts-BD-Index aller 30 Bohnen des Ausgangsmaterials ist 85,8, derjenige der Bohnen nach erzwungener Selbstbestäubung 86,05 und derjenige der Bohnen nach freier Selbstbestäubung 85,9.

Der Umstand, dass der mittlere BD-Index des Ausgangsmaterials nahezu ebenso gross ist, wie derjenige der Bohnen der Ernte von 1932, wird dadurch bewirkt, dass die durchschnittliche Breite und Dicke des Ausgangsmaterials und der Ernte von 1932 wenig verschieden sind.

Die Unterschiede der BD-Indices in bezug aufeinander, bzw. in den Gruppen 1—10, 11—20 und 21—30 des Ausgangsmaterials finden ihre Erklärung in den verschiedenen Werten der mittleren Breite und Dicke dieser Gruppen und den verschiedenen Werten der Dimensionen selbst.

Wir finden, dass der mittlere BD-Index $\left(I = \frac{100 D}{B} \right)$ von Bohnen Nr. 1—10 (Tab. 16) der Ernte 1932, sowohl nach erzwungener Selbstbestäubung als nach freier Bestäubung kleiner als derjenige des Ausgangsmaterials ist

Aus den Ziffern von Tab. 11 haben wir berechnet, dass die mittlere Breite dieser Bohnen Nr. 1—10 (Tab. 16) für die Bohnen der Ernte 1932 grösser ist als für die Bohnen des Ausgangsmaterials. Dies gilt auch für die Dicke, berechnet aus den Ziffern von Tab. 12; jedoch ist der Unterschied für die Breite grösser. (Bm, Ausgangsmaterial = 7,67 und Bm, 1932 = 8,06 und = 8,05 mm; Dm, Ausgangsmaterial = 6,77 und Dm, 1932 = 6,81 und = 6,84 mm). Diese Unterschiede und die benötigte Korrektur, (weil die Ausdehnungen der Bohnen der Ernte von 1932 grösser als diejenigen des Ausgangsmaterials (S. 61) sind), erklären die Unterschiede der mittleren BD-Indices der Bohnen Nr. 1—10 des Ausgangsmaterials und der Ernte 1932.

Die Unterschiede der mittleren Breite und der mittleren Dicke der Bohnen Nr. 11—20 (Tab. 16) des Ausgangsmaterials und der Ernte 1932 sind nahezu gleich; daher weichen denn auch die mittleren DB-Indices des Ausgangsmaterials und der Ernte 1932 fast nicht voneinander ab (Bm, Ausgangsmaterial = 7,76 und Bm, 1932 = 7,90 und = 8,07 mm; Dm, Ausgangsmaterial = 6,61; Dm, 1932 = 6,81 und = 6,88 mm).

Schliesslich finden wir, dass von den Bohnen Nr. 21—30 (Tab. 16) der mittlere BD-Index des Ausgangsmaterials kleiner als derjenige der Ernte 1932 ist. Dieses Resultat folgt hieraus, dass der Unterschied der durchschnittlichen Dicke der Bohnen des Ausgangsmaterials und der Ernte 1932 bedeutend grösser als der Unterschied der durchschnittlichen Breite ist. Ausserdem muss, wie immer die Korrektur JOHANNSENS (S. 61) berücksichtigt werden (Bm, Ausgangsmaterial = 8,09 und Bm, 1932 = 8,14 und = 8,30 mm; Dm, Ausgangsmaterial = 6,71 und Dm, 1932 = 7,10 und = 7,23 mm).

Der besondere Verlauf der Kurve der BD-Indices der Bohnen der Ernte 1932 im Vergleich zu demjenigen des Ausgangsmaterials (Abb. 7) ergibt denn also auch keine Andeutung von Auslese.

Die Standardabweichung (als relative Standardabweichungen im Sinne von Variationskoeffizient, s. S. 000) der verschiedenen biometrischen Grössen der Linie I und II stimmen gut überein (Tab. 3—16). Für die Linie I zeigen sie ziemlich grosse Unterschiede für die verschiedenen Fälle einer selben Tabelle. Die Standardabweichungen der Dicke sind für die Linie II etwas kleiner als für die Linie I (Tab. 12 u. 5).

Die Standardabweichungen für die drei Dimensionen zeigen eine grosse Übereinstimmung; die der Länge sind etwas grösser.

Die Standardabweichungen der Gewichte sind grösser als die der Masse.

Die Standardabweichungen der Indices sind etwas kleiner als die der Masse. Dadurch erweisen die Indices sich als gut brauchbare Werte. Die verschiedenen Indices sind ungefähr gleich brauchbar; für die Linie II ist der LD-index eine sehr gute Grösse.

JOHANNSEN hat (1907) gefunden, dass der durchschnittliche Längen-Breiten index von Bohnen verschiedener Länge verschieden ist (1907, Tab. 2—5; vgl. auch 1903, S. 41), und es zeigte sich ihm, durch eigene Untersuchungen, dass diese Beziehung auch für den Kopfindex des Menschen gilt.

Einer von uns (FRETS, 1922) hat darauf hingewiesen, dass BOAS (1899) diese Bedeutung der Länge für den Index beim Menschen schon erwähnt hat. FRETS wies das Bestehen dieser Beziehung auch für sein Menschenmaterial nach und arbeitete dies weiter auch für die anderen Kopfmasse aus, wobei er das Material TOCHERS benutzte (FRETS, 1922, Tab. 14—17; Tab. 21—24).

Für das Bohnenmaterial der II-Linie der vorliegenden Untersuchung (Tab. 17) nimmt auch sehr regelmässig mit der zunehmenden Länge der Bohnen der mittlere Längen-Breiten-Index ab.

Interessant ist auch der Umstand, dass die Standardabweichung, also die Variabilität, der niedrigen Indices kleiner als diejenige der höheren Indices ist. Wenn man eine derartige Erscheinung findet, ist man geneigt, dieselbe erblichen Einflüssen zuzuschreiben; man weist dann z.B. auf die Möglichkeit hin, dass das Material mit der grösseren Variabilität mehr Heterozygoten enthält (z.B. FRETS 1921, S. 240). Dies ist hier ausgeschlossen, da wir mit Material einer reinen Linie zu tun haben.

JOHANNSEN (1903, S. 9) hat schon „schätzungsweise“ gesagt, dass bei Pflanzen mit ausgeprägter, sicheren Selbstbestäubung die fluktuierende Variabilität kaum geringer ist als wo Fremdbestäubung herrscht“ (vgl. auch 1926, S. 178).

Ebenso wie analoge Tabellen für die anderen Ausdehnungen mit ihren entsprechenden Indices für den Menschen aufgestellt sind woran oben erinnert ist, (FRETS 1922, Tab. 14—17; Tab. 21—24), so würden sich auch für das Bohnenmaterial diese Tabellen anfertigen lassen.

Die Erscheinung ist die Äusserung einer allgemeinen Wirkung, nämlich von „compensational growth“.

Jeder der drei Indices (Längen-Breiten-Index, Längen-Dicken-Index und Breiten-Dicken-Index) ist das Verhältnis zweier Ausdehnungen.

Eine Ausdehnung kann sich nicht an sich verändern; vielmehr bringt jede Veränderung, z.B. der Länge, eine kleine Veränderung im entgegengesetzten Sinne, der Breite und der Dicke mit sich. Dies ist die Wirkung von „compensational growth“, und sie deutet darauf hin, dass die Dimensionen in der Form mit einander zusammenhängen; es besteht Korrelation. Dies schliesst nicht aus, dass jede Dimension nicht auch etwas Selbständigkeit besitzen. Dies kann sich z.B. zeigen beim Wachstum des Kopfes. TOCHER (1924, S. 96) findet „that the rate of growth in the adolescent population during the years 18 to 23 is more or less gradual“. TAVCAR (1926) erwähnt, dass bei Bohnen (*Phaseolus vulgaris*) erst die Länge und die Breite wachsen und dann die Dicke.

Auch die Variabilität der verschiedenen Dimensionen ist wahr-

scheinlich nicht dieselbe; (FRETS, 1922, S. 495). Vgl. auch JOHANNSEN 1903, S. 13, 1926, S. 193.

Es ist darum auch von Bedeutung, die Korrelation der Bohnenmasse zu studieren. Einer von uns (FRETS) hat dies früher bezüglich der Länge und der Breite des Kopfes getan; (1922, Tab. 19, S. 522 und Tab. 26 u. 27, S. 529, 530). Er hat die Korrelation der Länge und der Breite vom ganzen Material berechnet, und danach aus dem Material TOCHERS auch für verschiedene Kapazitätsklassen! (siehe FRETS 1922; 1927). Diese Berechnungen haben wir auch für das Bohnenmaterial von Linie II gemacht (Tab. 18). Material von reinen Linien eignet sich naturgemäss gut zu derartigen Studien, weil hier keine erblichen Verschiedenheiten vorhanden sind. Für das ganze Material von 1442 Bohnen finden wir eine positive Korrelation der Länge und der Breite $r = + 0,69 \pm 0,012$.

TAVCAR (1926, S. 83) findet die positive Korrelation auch. Die Korrelationskoeffizienten variieren bei Material von reinen Linien in verschiedenen Jahren sehr, sagt TAVCAR, infolge der Änderungen der Intensität von Vegetationsfaktoren. Der Jahrescharacter prägt ganz wesentlich die Ernte.

Kehren wir nunmehr zur Besprechung von Tab. 17 zurück. Der Längen-Breiten-Index ist das Verhältnis der Länge zur Breite;

$$I = \frac{100 B}{L}. \text{ Da bei einer grösseren Länge der mittlere Index kleiner}$$

wird, will dies also besagen, dass diese Veränderung der Länge mit einem Kleinerwerden der Breite verbunden ist; der Durchschnittsindex wird also niedriger sein. Die negative Korrelation zwischen Länge und Breite bewirkt, dass der Durchschnittsindex, der das Verhältnis von Breite und Länge ist, bei steigender Länge sinkt.

Dass hier nicht eine Erblichkeitserscheinung, sondern eine Wirkung von „compensational growth“ vorliegt, ist allein infolge des Umstandes sicher, dass unsere Daten von Material von reinen Linien herrühren.

Auch hier sehen wir wieder die grosse Bedeutung der experimentellen Methode.

Wenn BOAS (1899) schreibt: „among skulls belonging to the same type, the correlations between length and breadth is not an expression of a biological relation between the two measurements, but an effect of the changes, which both undergo, when the capacity of the

skull increases or decreases", dann ist dies m.E. richtig, aber undeutlich ausgedrückt.

Die hier besprochenen Veränderungen sind in der Tat nicht solche biologischer Art, beruhen nicht auf erblichen, d.h. genotypischen Unterschieden; vielmehr sind sie physiologischer Art, die Äusserung von „compensational growth". Wenn die „capacity of the skull increases or decreases", ändern sich alle Ausdehnungen in demselben Sinne. Wir finden dann eine positive Korrelation von Länge und Breite, Länge und Dicke, Breite und Dicke.

Der Index, d.i. das Verhältnis der Länge und der Breite, $I = \frac{100 B}{L}$, verändert sich mit einer verändernden Länge auf eine andere Weise, nämlich: mit einer grösseren Länge wird der mittlere Index kleiner, und dies kommt als Äusserung von „compensational growth" durch die negative Korrelation zwischen Länge und Breite.

Die Indices sind also Verhältnisse von Maszen, zwischen welche eine negative Korrelation besteht.

LITERATUR

- 1899 F. BOAS. The cephalic index. American Anthropologist. Vol. 1. p. 448.
- 1921 G. P. FRETZ. Heredity of Headform in Man. Genetica III, p. 195.
(auch Mart. Nijhoff, The Hague).
- 1922 ——— The index cephalicus. Genetica IV, p. 481. (auch The cephalic
index and its heredity. Mart. Nijhoff, The Hague, 1925).
- 1927 ——— Nouvelles observations sur l'hérédité de l'indice céphalique.
Comptes rendus, 3e Session Amsterdam de l'Inst. internat. d'Anthrop.
- 1889 F. GALTON. Natural Inheritance.
- 1903 W. JOHANNSEN. Ueber Erblichkeit in Populationen und in reinen Li-
nien. G. Fischer, Jena.
- 1907 ——— Ueber Dolichocephalie und Brachycephalie. Arch. f. Rass. u.
Ges. Biol. 4, 171.
- 1926 ——— Elemente der exakten Erblichkeitslehre. 3. Aufl. G. Fischer,
Jena.
- 1921 M. M. ORENSTEEN. Correlation of cephalic measurements in Egyptian
born natives. Biom. XIII. p. 17.
- 1926 A. TAVCAR. Die Vererbung der Samendimensionen von *Phaseolus*
vulgaris L. Z. f. ind. Abst. u. Vererblehre I. 40, 83.
- 1905 J. F. TOCHER. Anthropometric Survey of the inmates of asylums in
Scotland. Henderson Trust Reports (Auch Biometrika V, p. 291, 1906).
- 1924 ——— A Record of Measurements, Weights, and other Facts relating to
man. Henderson Trust Reports. N. 2 and 3.

TABELLE 1. AUSGANGSMATERIAL. LINIE I. 13 BOHNEN. MASZE, GEWICHTE UND INDICES

N. der Reihen- folgen	Masze						Gewicht	Indices						
	L		B		D			LB		LD		BD		
	N	mm	N	mm	N	mm		N	mg	N	Ind.	N	Ind.	N
1	10	15,3	1	9,3	2	6,3	10	603	6	62,6	2	43,4	11	74,4
2	4	15,25	8	9,3	3	6,25	1	600	12	62,6	11	42,1	2	72,4
3	1	15,25	9	9,2	8	6,25	9	598	13	61,3	5	41,8	3	71,8
4	8	15,2	10	9,1	10	6,25	4	597	8	61,2	12	41,7	5	70,1
5	3	15,1	4	9,05	4	6,2	8	594	1	61	3	41,4	10	68,6
6	9	15,1	7	9,05	5	6,2	7	569	9	60,9	8	41,1	4	68,5
7	7	14,9	5	8,85	9	6,2	3	566	7	60,7	9	41,1	9	67,4
8	5	14,85	6	8,8	1	6,1	5	554	2	60	10	40,8	8	67,2
9	2	14,5	2	8,7	11	6,1	2	540	5	59,6	4	40,7	12	66,7
10	11	14,5	3	8,7	7	6	12	497	10	59,5	6	40,6	7	66,3
11	6	14,05	12	8,7	12	5,8	11	490	4	59,3	7	40,3	1	65,6
12	12	13,9	11	8,2	6	5,7	6	486	3	57,6	1	40	6	64,8
13	13	(12,8)	13	(7,85)	13	(5)	13	(347)	11	56,6	13	39,1	13	63,7
Mitt.	W.	14,8		8,9		6,1		557		60,2		41,1		68,2

TABELLE 2. AUSGANGSMATERIAL. LINIE II. 30 BOHNEN. MASZE, GEWICHTE UND INDICES

N. der Reihen- folgen	Masze						Gewicht		Indices						
	L		B		D				LB		LD		BD		
	N	N	mm	N	mm	N	mm	N	mg	N	Ind.	N	Ind.	N	Ind.
1	2	11,55	5	8,35	27	7,3	27	459	25	83,7	25	73,3	8	91,8	
2	27	11,4	10	8,3	8	7,25	10	445	17	79,2	15	68,3	21	91	
3	5	11,35	29	8,3	10	7,1	5	447	19	78,6	6	67,8	18	89,2	
4	11	11,25	27	8,25	18	7,05	2	439	6	78,2	8	67,1	16	89	
5	7	11,2	2	8,2	7	6,9	29	434	13	77,2	20	66,7	15	88,5	
6	18	11,1	11	8,2	15	6,9	18	430	15	77,2	17	66,3	27	88,5	
7	29	11,1	1	8,1	29	6,9	8	426	1	75,7	13	65	20	88,3	
8	10	11	19	8,1	6	6,85	11	423	12	75,6	19	65	25	87,5	
9	24	10,9	17	8	1	6,8	7	418	10	75,5	10	64,6	7	87,4	
10	14	10,85	6	7,9	2	6,8	1	403	20	75,5	16	64,4	6	86,7	
11	8	10,8	7	7,9	5	6,8	28	387	29	74,8	21	64,4	30	86,7	
12	28	10,8	8	7,9	11	6,75	23	386	22	73,8	27	64	14	86,5	
13	9	10,75	12	7,9	14	6,75	14	385	3	73,7	30	63,7	22	86,1	
14	23	10,75	18	7,9	17	6,7	24	383	5	73,6	1	63,6	24	85,9	
15	1	10,7	22	7,9	19	6,7	19	381	23	73,5	18	63,5	9	85,7	
16	4	10,7	23	7,9	28	6,7	9	380	30	73,5	12	63,2	10	85,5	
17	22	10,7	28	7,9	23	6,65	22	380	4	73,4	3	62,7	3	85,1	
18	3	10,45	4	7,85	9	6,6	4	376	8	73,2	14	62,2	26	85,1	
19	12	10,45	14	7,8	12	6,6	12	376	28	73,2	29	62,2	28	84,8	
20	19	10,3	15	7,8	21	6,6	6	373	11	72,9	28	62	13	84,2	
21	21	10,25	24	7,8	22	6,6	15	371	26	72,6	23	61,9	23	84,2	
22	26	10,2	3	7,7	24	6,6	3	367	27	72,4	22	61,7	1	84	
23	30	10,2	9	7,7	3	6,55	17	364	16	72,3	26	61,7	17	83,8	
24	6	10,1	13	7,6	16	6,5	30	341	14	71,9	7	61,6	12	83,5	
25	15	10,1	30	7,5	30	6,5	21	336	9	71,6	9	61,4	29	83,1	
26	16	10,1	26	7,4	4	6,45	16	330	24	71,6	24	60,6	2	82,9	
27	17	10,1	16	7,3	13	6,4	26	326	18	71,2	4	60,3	19	82,7	
28	13	9,85	20	7,25	20	6,4	13	322	2	71	5	60	11	82,3	
29	20	9,6	21	7,25	25	6,3	20	296	21	70,7	11	60	4	82,2	
30	25	8,6	25	7,2	26	6,3	25	261	7	70,6	2	58,9	5	81,4	
L _m = 10,65		B _m = 7,8		D _m = 6,76		Gew. _m = 381,5		L.B _m = 74,3		LD _m = 63,6		BD _m = 85,8			

TABELLE 3. LINIE I. LÄNGE IN mm

Ausgangs- material 1931			ERNTÉ 1932											
			Gezwungene Selbstbestäubung						Freie Bestäubung					
			Anzahl	M ± m	σ ± m	Grösste Länge in mm	Kleinste Länge in mm	Variations- breite	Anzahl	M ± m	σ ± m	Grösste Länge in mm	Kleinste Länge in mm	Variations- breite
Alte Nr	Länge in mm													
Nr														
10	15,3							56	14,83 ± 0,095	0,71 ± 0,07	17,7	13,3	4,4	
4	15,25	14	15,6		17,2	12,9	4,3	18	15,39 ± 0,18	0,77 ± 0,13	16,8	14,2	2,6	
1	15,25							25	15,48 ± 0,12	0,58 ± 0,08	16,6	14,5	2,1	
8	15,2	10	17,91		20,1	16,7	3,4	93	16,17 ± 0,13	1,29 ± 0,09	20,1	14,2	5,9	
3	15,1	17	15,5		16,8	14,2	2,6							
9	15,1	12	16,8		18,0	15,6	2,4	26	15,55 ± 0,19	0,98 ± 0,13	17,8	13,3	4,5	
7	14,9	16	15,61		17,2	14,2	3,0	65	15,41 ± 0,11	0,91 ± 0,08	17,1	13,2	3,9	
5	14,85	16	15,43		16,2	14,6	1,6	7	15,6		16,2	14,5	1,7	
2	14,5	14	15,42 ± 0,33	1,21 ± 0,23	17,8	13,3	4,5	24	15,97 ± 0,17	0,84 ± 0,14	17,3	14,2	3,1	
11	14,5							27	16,34 ± 0,25	1,29 ± 0,18	18,9	13,5	5,4	
6	14,05	11	16,67		18,5	14,7	3,8	32	15,28 ± 0,12	0,68 ± 0,09	16,8	14,1	2,7	
2	13,9							77	14,47 ± 0,1	0,88 ± 0,07	16,8	12,3	4,5	
13	(12,8)	17	15,87 ± 0,24	0,99 ± 0,17	17,8	14,1	3,7	42	15,76 ± 0,13	0,85 ± 0,092	17,6	13,9	3,7	
L _m = 14,6		111	L _m = 16,05					485, L _m = 15,45						

TABELLE 4. LINIE I. BREITE IN mm

Ausgangs- material 1931			ERNTÉ 1932											
			Gezwungene Selbstbestäubung						Freie Bestäubung					
Alte Nr	Breite in mm	Anzahl	M ± m	σ ± m	Grösste Breite in mm	Kleinste Breite in mm	Variations- breite	Anzahl	M ± m	σ ± m	Grösste Breite in mm	Kleinste Breite in mm	Variations- breite	
1	9,3	9	8,98		102	76	26	25	9,04 ± 0,065	0,33 ± 0,46	97	84	13	
8	9,3	10	9,63		99	93	6	93	9,19 ± 0,06	0,57 ± 0,042	108	80	28	
9	9,2	12	8,94		101	83	18	26	9,30 ± 0,13	0,65 ± 0,09	106	79	27	
10	9,1							56	8,71 ± 0,065	0,49 ± 0,046	97	73	24	
4	9,05	14	8,84 ± 0,11	0,4 ± 0,08	96	82	14	18	8,78 ± 0,011	0,48 ± 0,08	97	78	19	
7	9,05	16	8,67 ± 0,076	0,305 ± 0,054	92	79	13	65	8,71 ± 0,05	0,41 ± 0,036	97	78	19	
5	8,85	16	8,75 ± 0,055	0,22 ± 0,04	91	83	8	7	9,14		94	87	7	
6	8,8	11	9,33		99	83	16	32	9,14 ± 0,09	0,51 ± 0,063	100	82	18	
2	8,7	14	8,83 ± 0,16	0,59 ± 0,11	100	79	21	24	9,44 ± 0,12	0,58 ± 0,085	107	86	21	
3	8,7	17	8,78 ± 0,08	0,32 ± 0,055	95	83	12							
12	8,7							76	8,40 ± 0,083	0,74 ± 0,06	103	71	32	
11	8,2							27	9,32 ± 0,17	0,9 ± 0,12	108	81	27	
13	(7,85)	17	8,96 ± 0,09	0,37 ± 0,06	97	82	15	42	9,09 ± 0,1	0,64 ± 0,07	108	81	27	
L _m = 8,9		136	B _m = 8,93					491	B _m = 8,94					

TABELLE 5. LINIE I. DICKE

Ausgangs- material 1931		ERNT 1932										Ausgangs- material 1931		ERNT 1932																					
		Gewogene Selbstbestäubung					Freie Bestäubung							Gewogene Selbstbestäubung					Freie Bestäubung																
Nr	Alte Nr	Dicke in mm	Anzahl	M ± m	σ ± m	Grösste Dicke	Kleinste Dicke	Varia-tions-breite	Anzahl	M ± m	σ ± m	Grösste Dicke	Kleinste Dicke	Varia-tions-breite	Nr	Alte Nr	L.B-Index	Anzahl	M ± m	σ ± m	Grösste Dicke	Kleinste Dicke	Varia-tions-breite	Nr	Alte Nr	L.B-Index	Anzahl	M ± m	σ ± m	Grösste Dicke	Kleinste Dicke	Varia-tions-breite			
1	2	6,3	14	6,41 ± 0,105	0,39 ± 0,073	7,3	5,8	1,5	24	6,49 ± 0,070	0,36 ± 0,060	7,3	5,7	1,6	6	6,26	62,6	11	55,9			4,0 ± 0,70	63	51	12	62,6	9	52	19	59,8 ± 0,57	3,3 ± 0,45	68	51	20	
2	3	6,25	17	6,21 ± 0,070	0,29 ± 0,050	6,7	5,5	1,2	6	6,78		7,5	5,2	2,3	12	62,6		17	56,5 ± 0,99					68	50	18	62,6	10	53,7	17	57,7 ± 0,63	4,8 ± 0,30	70	50	18
3	8	6,25	10	6,43		7,0	5,9	1,1	24	6,49 ± 0,070	0,36 ± 0,060	7,3	5,7	1,6	6	6,26		17	56,5 ± 0,99				68	50	18	62,6	10	53,7	17	57,7 ± 0,63	4,8 ± 0,30	70	50	18	
4	10	6,25	10	6,43		7,0	5,9	1,1	24	6,49 ± 0,070	0,36 ± 0,060	7,3	5,7	1,6	6	6,26		17	56,5 ± 0,99				68	50	18	62,6	10	53,7	17	57,7 ± 0,63	4,8 ± 0,30	70	50	18	
5	4	6,2	14	6,41 ± 0,090	0,38 ± 0,062	7,1	5,8	1,3	18	6,41 ± 0,076	0,32 ± 0,053	6,7	6,4	0,3	6	61,2		10	53,7					68	50	18	62,6	10	53,7	17	57,7 ± 0,63	4,8 ± 0,30	70	50	18
6	5	6,2	14	6,41 ± 0,090	0,38 ± 0,062	7,1	5,8	1,3	18	6,41 ± 0,076	0,32 ± 0,053	6,7	6,4	0,3	6	61,2		10	53,7					68	50	18	62,6	10	53,7	17	57,7 ± 0,63	4,8 ± 0,30	70	50	18
7	6	6,2	14	6,48 ± 0,080	0,21 ± 0,036	6,6	6,1	0,7	26	6,19 ± 0,071	0,36 ± 0,050	6,8	5,5	1,3	7	60,7		12	53,7					68	50	18	62,6	10	53,7	17	57,7 ± 0,63	4,8 ± 0,30	70	50	18
8	1	6,1	12	6,16		6,9	5,7	1,2	25	6,53 ± 0,063	0,31 ± 0,044	7,2	6,0	1,2	8	59,6		16	56,8 ± 0,48					68	50	18	62,6	10	53,7	17	57,7 ± 0,63	4,8 ± 0,30	70	50	18
9	11	6,1	16	6,14 ± 0,060	0,24 ± 0,042	6,6	5,7	0,9	27	6,22 ± 0,111	0,58 ± 0,077	7,3	5,1	2,2	9	59,6		16	56,8 ± 0,48					68	50	18	62,6	10	53,7	17	57,7 ± 0,63	4,8 ± 0,30	70	50	18
10	7	6,0	15	6,44 ± 0,130	0,52 ± 0,094	7,2	5,3	1,9	32	5,91 ± 0,078	0,42 ± 0,063	6,8	5,2	1,6	10	59,3		14	58,5 ± 0,77					68	50	18	62,6	10	53,7	17	57,7 ± 0,63	4,8 ± 0,30	70	50	18
11	12	6,0	17	5,76 ± 0,075	0,31 ± 0,050	6,2	5,2	1,0	42	6,09 ± 0,060	0,41 ± 0,043	6,8	5,0	1,8	13	59,0		14	58,5 ± 0,77					68	50	18	62,6	10	53,7	17	57,7 ± 0,63	4,8 ± 0,30	70	50	18
12	13	(5)	131	D _m = 6,27					499	D _m = 6,22					L _{Bm} = 60,2			14	58,5 ± 0,77					68	50	18	62,6	10	53,7	17	57,7 ± 0,63	4,8 ± 0,30	70	50	18
13	13	(5)	131	D _m = 6,27					499	D _m = 6,22					L _{Bm} = 60,2			14	58,5 ± 0,77					68	50	18	62,6	10	53,7	17	57,7 ± 0,63	4,8 ± 0,30	70	50	18

TABELLE 6. LINIE I. GEWICHT IN CG

ERNT 1932														ERNT 1932																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																													
Ausgangs- material 1931				Freie Bestäubung										Ausgangs- material 1931				Freie Bestäubung																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																									
				Gewogene Selbstbestäubung					Freie Bestäubung									Gewogene Selbstbestäubung					Freie Bestäubung																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																				
Nr	Gewicht in cg	Anzahl	M ± m	σ ± m	Grösstes Gewicht	Kleinstes Gewicht	Variations- breite	Anzahl	M ± m	σ ± m	Grösstes Gewicht	Kleinstes Gewicht	Variations- breite	LD-Index	Anzahl	M ± m	σ ± m	Grösste LD-Index	Kleinste LD-Index	Variations- breite	Anzahl	M ± m	σ ± m	Grösste LD-Index	Kleinste LD-Index	Variations- breite																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																	

TABELLE 9. LINIE I. BREITENDICKENINDEX

Ausgangs- material 1931		ERNTÉ 1932									
		Gezwungene Selbstbestäubung					Freie Bestäubung				
		Anzahl	M \pm m	$\sigma \pm m$	Grösste BD-Index	Kleinste BD-Index	Variations- breite	Anzahl	M \pm m	$\sigma \pm m$	Grösste BD-Index
1	11	14	72,6 \pm 1,24	4,6 \pm 0,86	81	65	16	27	66,1 \pm 0,95	5,0 \pm 0,70	74
2	72,4	3	70,4 \pm 0,67	2,7 \pm 0,50	75	65	10	24	68,8 \pm 1,06	5,2 \pm 0,75	81
3	71,8	16	73,7 \pm 0,60	2,4 \pm 0,43	78	68	10	6	75,8		75
4	5	70,1						7	71,3		69
5	10	68,6						56	64,3 \pm 0,76	5,7 \pm 0,54	77
6	4	68,5	14	72,4 \pm 0,70	2,5 \pm 0,47	78	70	18	72,7 \pm 0,81	3,7 \pm 0,57	79
7	9	67,4	12	69,1				26	66,5 \pm 0,83	4,9 \pm 0,60	73
8	67,2	10	66,4					14	67,9 \pm 0,48	4,6 \pm 0,34	78
9	12	66,7						77	70,2 \pm 0,67	5,9 \pm 0,48	81
10	7	66,3	16	71,4 \pm 0,7	4,3 \pm 0,76	81	65	16	70,1 \pm 0,66	5,4 \pm 0,47	79
11	65,6	11	70,1					28	72,6 \pm 0,92	4,6 \pm 0,65	80
12	64,8	17	64,4 \pm 1,10	4,5 \pm 0,80	73	58	15	32	64,6 \pm 0,90	5,2 \pm 0,64	73
13	63,7	126	BD _m = 70,1					42	67,2 \pm 0,95	6,2 \pm 0,67	79
BD _m = 68,2								498	BD _m = 69,1		

TABELLE 10. LINIE II. LÄNGE

Ausgangs- material 1931		ERNTÉ 1932									
		Gezwungene Selbstbestäubung					Freie Bestäubung				
		Anzahl	M \pm m	$\sigma \pm m$	Grösste L.	Kleinste L.	Variations- breite	Anzahl	M \pm m	$\sigma \pm m$	Grösste L.
1	11,55	47	11,43 \pm 0,092	0,63 \pm 0,065	12,7	9,8	2,9	18	11,72 \pm 0,248	1,05 \pm 0,175	13,6
2	11,4	39	11,80 \pm 0,072	0,45 \pm 0,051	12,6	10,8	1,8	18	11,72 \pm 0,174	0,78 \pm 0,123	12,8
3	11,35	43	11,32 \pm 0,101	0,66 \pm 0,072	13,3	9,5	3,8	35	11,26 \pm 0,083	0,49 \pm 0,051	12,4
4	11,25	30	11,16 \pm 0,091	0,80 \pm 0,065	12,1	10,3	1,8	85	11,32 \pm 0,072	0,66 \pm 0,051	12,7
5	11,2	39	11,91 \pm 0,112	0,7 \pm 0,074	12,5	10,5	2,0	85	11,89 \pm 0,082	0,755 \pm 0,058	13,4
6	11,1	36	11,03 \pm 0,128	0,7 \pm 0,074	12,5	9,5	2,0	97	11,28 \pm 0,084	0,805 \pm 0,057	13,5
7	10,9	30	10,92 \pm 0,105	0,58 \pm 0,074	12,1	9,5	2,5	53	11,24 \pm 0,127	0,94 \pm 0,091	13,4
8	10,85	26	10,78 \pm 0,124	0,63 \pm 0,068	12,1	9,5	2,5	41	11,21 \pm 0,106	0,63 \pm 0,075	13,0
9	10,8	23	10,66 \pm 0,099	0,475 \pm 0,065	11,5	9,5	2,0	66	11,58 \pm 0,101	0,82 \pm 0,071	13,9
10	10,8	11	11,2		12,5	10,1	2,4	41	11,51 \pm 0,12	0,77 \pm 0,085	13,2
11	10,75	46	11,22 \pm 0,061	0,42 \pm 0,042	12,2	10,2	2,0	45	11,9 \pm 0,107	0,72 \pm 0,076	13,4
12	10,7	47	11,19 \pm 0,115	0,79 \pm 0,06	12,6	9,4	3,0	9	12,05		12,5
13	10,7	31	10,7		12,6	9,4	3,0	11	12,3		12,9
14	10,65	38	12,04 \pm 0,111	0,67 \pm 0,06	12,6	10,4	2,2	43	11,43 \pm 0,108	0,71 \pm 0,076	12,9
15	10,6	13	11,57		12,6	8,6	3,0	24	12,9 \pm 0,121	0,595 \pm 0,086	13,9
16	10,5	13	11,57		12,6	8,6	3,0	95	11,27 \pm 0,069	0,67 \pm 0,049	12,8
17	10,5	9	12,31		13,5	11,6	1,7	70	11,79 \pm 0,084	0,71 \pm 0,06	13,4
18	10,25	9	12,31		13,5	11,6	1,7	80	11,41 \pm 0,072	0,645 \pm 0,05	12,6
19	10,2	26	10,2		13,5	11,6	1,7	43	11,03 \pm 0,123	0,81 \pm 0,087	12,5
20	10,2	36	10,2		13,5	11,6	1,7	40	11,91 \pm 0,1	0,63 \pm 0,07	13,0
21	10,1	30	11,53 \pm 0,143	0,78 \pm 0,101	13,3	10,4	2,6	81	11,68 \pm 0,09	0,81 \pm 0,044	13,3
22	10,1	16	10,86 \pm 0,132	0,58 \pm 0,093	12,3	10,3	2,0	42	11,53 \pm 0,124	0,81 \pm 0,088	13,8
23	10,1	16	11,44 \pm 0,095	0,59 \pm 0,068	12,3	10,3	2,0	39	12,4 \pm 0,112	0,69 \pm 0,079	13,7
24	10,1	24	11,02 \pm 0,112	0,59 \pm 0,06	11,9	10,2	1,7	41	12,2 \pm 0,115	0,965 \pm 0,107	13,6
25	9,85	20	9,6		11,9	10,2	1,7	47	11,58 \pm 0,082	0,56 \pm 0,056	12,7
26	9,6	35	10,91 \pm 0,121	0,70 \pm 0,087	12,9	8,9	4,0	39	12,00 \pm 0,12	0,75 \pm 0,086	13,5
27	9,6	35	10,91 \pm 0,121	0,70 \pm 0,087	12,9	8,9	4,0	40	10,89 \pm 0,092	0,58 \pm 0,065	12,0
L _m = 10,65								1329	L _m = 11,6		

TABELLE 11. LINIE II. BREITE

ERNTÉ 1932										ERNTÉ 1932										ERNTÉ 1932																							
Ausgangs- material 1931		Gewogene Selbstbestäubung										Freie Bestäubung										Ausgangs- material 1931		Gewogene Selbstbestäubung										Freie Bestäubung									
Nr	Alle Nr	Breite in mm	Anzahl	M ± m	σ ± m	grösste Breite	kleinste Breite	Varia- tions- breite	Anzahl	M ± m	σ ± m	grösste Breite	kleinste Breite	Varia- tions- breite	Anzahl	M ± m	σ ± m	grösste Breite	kleinste Breite	Varia- tions- breite	Anzahl	M ± m	σ ± m	grösste Breite	kleinste Breite	Varia- tions- breite	Anzahl	M ± m	σ ± m	grösste Breite	kleinste Breite	Varia- tions- breite											
1	5	8,35	39	8,42 ± 0,045	0,26 ± 0,032	8,9	7,6	1,3	18	8,30	0,38 ± 0,028	8,9	7,4	1,5	1	27	7,3	23	6,64 ± 0,064	0,31 ± 0,044	7,1	6,0	1,1	66	6,82 ± 0,03	0,25 ± 0,022	7,3	1,2	6,1														
2	10	8,3	36	7,77 ± 0,045	0,27 ± 0,032	8,2	7,0	1,2	97	7,92 ± 0,039	0,38 ± 0,028	8,9	6,7	2,3	2	8	7,26	36	6,57 ± 0,055	0,33 ± 0,04	7,2	6,0	1,2	97	6,93 ± 0,03	0,3 ± 0,022	7,7	1,4	6,3														
3	29	8,3	39	8,08 ± 0,07	0,43 ± 0,05	9,0	7,1	1,6	4	7,93 ± 0,039	0,38 ± 0,028	8,9	6,7	1,5	3	10	7,1	30	6,46 ± 0,048	0,26 ± 0,034	6,9	5,6	1,3	85	6,78 ± 0,036	0,33 ± 0,025	7,4	1,3	6,1														
4	27	8,25	39	8,08 ± 0,07	0,43 ± 0,05	9,0	7,1	1,6	4	7,93 ± 0,039	0,38 ± 0,028	8,9	6,7	1,5	3	10	7,1	30	6,46 ± 0,048	0,26 ± 0,034	6,9	5,6	1,3	85	6,78 ± 0,036	0,33 ± 0,025	7,4	1,3	6,1														
5	2	8,2	47	8,43 ± 0,055	0,38 ± 0,04	9,0	7,4	1,6	18	8,60 ± 0,118	0,50 ± 0,083	9,2	7,2	2,0	5	7	6,9	43	6,82 ± 0,047	0,31 ± 0,033	7,4	6,6	1,3	85	6,81 ± 0,034	0,32 ± 0,024	7,4	1,3	6,1														
6	11	8,1	46	8,05 ± 0,062	0,42 ± 0,043	9,0	7,3	1,7	35	8,22 ± 0,051	0,30 ± 0,036	8,7	7,4	1,3	6	15	6,9	16	7,08	0,26 ± 0,034	7,4	6,6	1,3	42	7,07 ± 0,046	0,25 ± 0,033	7,7	1,4	6,3														
7	1	8,1	46	8,05 ± 0,062	0,42 ± 0,043	9,0	7,3	1,7	38	8,22 ± 0,051	0,30 ± 0,036	8,7	7,4	1,3	6	15	6,9	16	7,08	0,26 ± 0,034	7,4	6,6	1,3	42	7,07 ± 0,046	0,25 ± 0,033	7,7	1,4	6,3														
8	19	8,1	16	8,30	0,28 ± 0,04	8,7	7,7	0,9	7	7,93 ± 0,047	0,40 ± 0,034	8,6	6,6	2,0	8	6	6,5	39	7,03 ± 0,056	0,35 ± 0,04	7,8	6,3	1,5	80	6,86 ± 0,037	0,33 ± 0,026	7,5	1,7	5,8														
9	17	8,8	24	8,11 ± 0,056	0,28 ± 0,04	8,7	7,7	1,0	41	8,31 ± 0,051	0,33 ± 0,036	9,0	7,6	1,4	9	1	6,8	46	7,00 ± 0,063	0,43 ± 0,045	7,7	6,1	1,6	9	7,48	0,34 ± 0,057	7,9	1,4	6,5														
10	6	7,9	30	8,15 ± 0,066	0,36 ± 0,047	8,8	7,3	1,5	81	8,09 ± 0,052	0,47 ± 0,037	9,2	7,0	2,2	10	2	6,8	47	7,37 ± 0,057	0,39 ± 0,04	8,0	6,2	1,8	18	7,43 ± 0,051	0,28 ± 0,042	7,9	1,1	6,8														
11	7	7,9	43	7,79 ± 0,078	0,52 ± 0,055	8,9	6,3	2,6	85	7,92 ± 0,041	0,38 ± 0,028	8,7	6,8	1,9	1	5	6,8	39	7,52 ± 0,041	0,26 ± 0,03	8,0	6,8	1,2	35	7,19 ± 0,041	0,24 ± 0,03	7,7	1,0	6,7														
12	8	7,9	23	7,69 ± 0,061	0,31 ± 0,043	8,1	7,0	1,1	68	8,03 ± 0,057	0,46 ± 0,04	9,3	7,0	2,3	11	6,75	26	6,99 ± 0,073	0,26 ± 0,052	7,6	6,2	1,4	41	6,83 ± 0,045	0,24 ± 0,03	7,3	0,9	6,4															
13	12	7,9	13	7,60 ± 0,133	0,48 ± 0,094	8,2	7,2	1,0	95	7,97 ± 0,036	0,36 ± 0,026	8,7	6,9	1,3	14	6,75	24	6,99 ± 0,073	0,26 ± 0,052	7,6	6,2	1,4	41	6,83 ± 0,045	0,24 ± 0,03	7,3	0,9	6,4															
14	18	7,9	30	7,78 ± 0,038	0,21 ± 0,027	8,0	7,2	0,8	84	8,07 ± 0,041	0,40 ± 0,031	9,3	7,3	2,6	14	6,75	24	6,99 ± 0,073	0,26 ± 0,052	7,6	6,2	1,4	41	6,83 ± 0,045	0,24 ± 0,03	7,3	0,9	6,4															
15	23	7,9	13	7,78					43	8,28 ± 0,066	0,43 ± 0,046	9,3	7,4	1,9	15	6,7	16	7,21 ± 0,03	0,12 ± 0,021	7,4	6,9	0,5	70	6,81 ± 0,04	0,34 ± 0,028	7,4	1,5	5,9															
16	23	7,9	13	7,78					45	8,19 ± 0,058	0,39 ± 0,041	8,8	7,2	1,6	16	28	6,7	11	6,77		7,3	6,3	1,0	45	6,95 ± 0,037	0,26 ± 0,026	7,4	1,1	6,3														
17	28	7,9	11	8,03					41	7,88 ± 0,07	0,45 ± 0,05	9,2	8,3	0,9	18	6,6	13	6,64		7,1	6,3	0,8	95	6,77 ± 0,029	0,28 ± 0,02	7,6	1,5	6,1															
18	4	7,85	47	8,18 ± 0,08	0,55 ± 0,055	8,9	6,7	2,2	11	8,75																																	
19	14	7,8	26	7,80 ± 0,085	0,43 ± 0,06	8,6	6,8	1,8	41	7,90 ± 0,066	0,42 ± 0,046	8,9	7,2	1,9	12	6,6	9	6,88		7,3	6,2	1,1	82	6,76 ± 0,036	0,33 ± 0,026	7,4	1,4	6,0															
20	15	7,8	16	8,28 ± 0,088	0,35 ± 0,062	8,7	7,2	1,5	42	8,20 ± 0,066	0,43 ± 0,047	9,3	7,4	1,9	20	6,6	13	6,88		6,9	6,3	0,6	43	6,98 ± 0,055	0,36 ± 0,039	7,5	1,2	6,3															
21	24	7,8	30	7,69 ± 0,057	0,31 ± 0,04	8,3	6,9	1,4	53	7,86 ± 0,048	0,35 ± 0,034	8,4	6,8	1,6	21	6,6	30	6,68 ± 0,042	0,23 ± 0,03	7,2	6,1	1,1	53	6,60 ± 0,058	0,43 ± 0,041	7,1	1,8	5,3															
22	3	7,7	36	8,55 ± 0,058	0,35 ± 0,041	9,1	7,8	1,3	24	8,91 ± 0,065	0,32 ± 0,046	9,3	8,3	1,0	23	6,65	24	7,50 ± 0,051	0,25 ± 0,036	7,8	6,4	1,4	24	7,50 ± 0,051	0,25 ± 0,036	7,8	1,1	6,7															
23	9	7,7	36	8,55 ± 0,058	0,35 ± 0,041	9,1	7,8	1,3	24	8,91 ± 0,065	0,32 ± 0,046	9,3	8,3	1,0	23	6,65	24	7,50 ± 0,051	0,25 ± 0,036	7,8	6,4	1,4	24	7,50 ± 0,051	0,25 ± 0,036	7,8	1,1	6,7															
24	13	7,7	40	7,98 ± 0,053	0,37 ± 0,037	8,7	6,9	1,5	47	7,98 ± 0,053	0,37 ± 0,037	8,7	6,9	1,5	30	6,5	26	6,94 ± 0,049	0,25 ± 0,035	7,3	6,3	1,0	39	7,07 ± 0,053	0,33 ± 0,037	7,7	1,4	6,3															
25	20	7,5	47	8,22 ± 0,041	0,26 ± 0,028	8,8	7,7	1,1	40	8,22 ± 0,041	0,26 ± 0,028	8,8	7,7	1,1	30	6,5	47	7,21 ± 0,085	0,58 ± 0,058	7,9	5,6	2,3	11	7,69	0,3 ± 0,034	7,7	1,3	6,4															
26	30	7,5	47	8,22 ± 0,041	0,26 ± 0,028	8,8	7,7	1,1	40	8,22 ± 0,041	0,26 ± 0,028	8,8	7,7	1,1	30	6,5	47	7,21 ± 0,085	0,58 ± 0,058	7,9	5,6	2,3	11	7,69	0,3 ± 0,034	7,7	1,3	6,4															
27	16	7,3	26	8,12 ± 0,084	0,43 ± 0,06	9,0	7,2	1,8	39	8,40 ± 0,053	0,33 ± 0,037	9,1	7,7	2,0	13	6,4	47	7,21 ± 0,085	0,58 ± 0,058	7,9	5,6	2,3	11	7,69	0,3 ± 0,034	7,7	1,3	6,4															
28	21	7,25	10	8,68					39	8,20 ± 0,066	0,47 ± 0,037	8,9	6,7	2,1	28	6,4	35	6,87 ± 0,057	0,34 ± 0,04	7,8	6,2	1,6	39	7,04 ± 0,046	0,29 ± 0,033	7,2	1,3	5,9															
29	21	7,25	10	8,68					39	8,20 ± 0,066	0,47 ± 0,037	8,9	6,7	2,1	28	6,4	35	6,87 ± 0,057	0,34 ± 0,04	7,8	6,2	1,6	39	7,04 ± 0,046	0,29 ± 0,033	7,2	1,3	5,9															
30	25	7,2	35	7,99 ± 0,067	0,40 ± 0,047	9,0	7,1	1,9	40	7,49 ± 0,061	0,38 ± 0,043	8,3	6,4	1,7	26	6,3	35	6,87 ± 0,057	0,34 ± 0,04	7,8	6,2	1,6	40	6,40 ± 0,06	0,38 ± 0,042	7,2	1,8	5,4															

TABELLE 13. LINIE II. GEWICHT IN MG

Ausgangsmaterial 1931		ERNTE 1932									
		Gezwungene Selbstbestäubung					Freie Bestäubung				
		Anzahl	M ± m	σ ± m	Größtes Gewicht	Kleinstes Gewicht	Varia-tionsbreite	Anzahl	M ± m	σ ± m	Größtes Gewicht
1	27	459									
2	10	445									
3	5	447									
4	2	439									
5	29	434									
6	18	430									
7	8	426									
8	11	423									
9	7	418									
10	1	403									
11	28	387									
12	23	386									
13	14	383									
14	24	383									
15	19	381									
16	9	380									
17	22	380									
18	4	376									
19	12	376									
20	6	373									
21	15	371									
22	3	367									
23	17	364									
24	30	341									
25	21	336									
26	16	330									
27	26	326									
28	13	322									
29	20	296									
30	25	261									
		Σ	3815	423				1329	454		

TABELLE 14. LINIE II. INDEX LB

Ausgangsmaterial 1931		ERNTE 1932									
		Gezwungene Selbstbestäubung					Freie Bestäubung				
		Anzahl	M ± m	σ ± m	Größte Index LB	Kleinste Index LB	Varia-tionsbreite	Anzahl	M ± m	σ ± m	Größte Index LB
1	25	83,7									
2	17	78,2									
3	19	75,2									
4	6	78,2									
5	13	77,2									
6	15	77,2									
7	1	75,7									
8	12	75,6									
9	10	75,5									
10	10	75,5									
11	22	74,8									
12	22	73,8									
13	3	73,7									
14	5	73,6									
15	23	73,5									
16	30	73,5									
17	4	73,4									
18	8	73,2									
19	28	73,2									
20	11	72,9									
21	20	72,6									
22	17	72,3									
23	16	72,3									
24	9	71,9									
25	14	71,6									
26	24	71,6									
27	18	71,2									
28	21	70,7									
29	21	70,6									
30	7	70,6									
		Σ	743					622	715	69,9	

TABELLE 15. LINIE II. INDEX LD

Ausgangs- material 1931.	ERNTÉ 1932									
	Gezungene Selbstbestäubung					Freie Bestäubung				
	Anzahl	M ± m	σ ± m	N ± m	Varia- tions- breite	Anzahl	N ± m	σ ± m	Varia- tions- breite	
Nr	Index LD	Grösste Index LD	Kleinste Index LD	Varia- tions- breite	Index LD	Grösste Index LD	Kleinste Index LD	Varia- tions- breite	Index LD	Grösste Index LD
1	25	73,3	35	62,9±0,77	4,6±0,54	72	51	21	8	52
2	15	69,3	16	66,4±0,55	2,2±0,40	70	62	8	4	48
3	6	67,8	30	59,2±0,98	5,4±0,70	69	46	23	51	21
4	8	67,1	23	63,2±0,87	4,2±0,61	72	55	17	66	59
5	20	66,7	4	59,0±0,64	4,0±0,45	68	51	17	39	59
6	17	66,3	24	62,3±0,67	3,3±0,47	70	56	14	41	58
7	13	65	47	58,1±0,36	2,5±0,25	55	53	12	7	20
8	19	65	69	58,2±0,47	4,0±0,33	71	50	21	8	25
9	10	64,6	36	60,1±0,57	3,4±0,40	66	52	14	97	62
10	16	64,4	26	60,2±0,81	4,1±0,57	67	52	15	39	57
11	21	64,4	9	53,9	3,7±0,30	71	52	19	81	59
12	27	64	40	59,5±0,55	3,5±0,39	68	52	16	13	26
13	30	63,7	46	63,6±0,58	3,4±0,40	69	54	15	9	61,4
14	1	63,6	30	58,0±0,60	3,3±0,42	64	50	14	84	58
15	18	63,5	13	62,4	2,9±0,21	67	49	18	15	9
16	12	63,2	30	60,2±0,30	4,2±0,54	67	55	14	16	10
17	3	62,7	36	60,9±0,79	4,7±0,56	72	50	22	27	58
18	14	62,2	26	65,5±0,78	4,0±0,55	76	57	19	41	60
19	29	62,2	39	59,3±0,67	4,2±0,47	68	49	19	28	84,8
20	28	62	41	60,5	4,1±0,45	73	52	21	19	23
21	23	61,9	45	58,6±0,61	4,1±0,43	68	49	19	21	23
22	23	61,7	13	65,5	3,7±0,40	68	54	14	22	1
23	26	61,7	43	60,7±0,50	3,3±0,35	69	55	14	23	17
24	7	61,6	83	60,5±0,43	4,0±0,31	76	49	27	25	29
25	9	61,4	43	60,4±0,45	3,0±0,32	66	54	12	83,8	24
26	24	60,6	52	59,0±0,66	4,9±0,47	70	50	20	26	82,9
27	24	60,6	30	61,4±0,60	3,2±0,42	67	56	9	27	19
28	4	60,3	47	64,4±0,54	3,7±0,37	72	57	15	11	62,5
29	11	60	39	63,8±0,38	2,4±0,27	68	57	11	18	64,3
30	2	58,9	47	64,5±0,42	2,9±0,30	73	59	14	38	63,7
									18	65,2
									17	60
									1327	LD _m = 60,1

LD_m = 63,6

TABELLE 16. LINIE II. INDEX BD

Ausgangs- material 1931	ERNTÉ 1932															
	Gezungene Selbstbestäubung					Freie Bestäubung										
	Nr	Index BD	Anzahl	M ± m	σ ± m	Grösste Index BD	Kleinste Index BD	Varia- tions- breite	Anzahl	M ± m	σ ± m	Grösste Index BD	Kleinste Index BD	Varia- tions- breite		
1	1	91,8	23	87,0 ± 1,01	4,9 ± 0,70	96	75	21	66	85,1 ± 0,43	3,5 ± 0,30	93	71	22		
2	2	91	9	79,1		88	74	11	81	86,4 ± 0,55	4,9 ± 0,40	100	74	26		
3	3	89,2	30	83,1 ± 0,54	3,0 ± 0,38	85	77	11	84	84,1 ± 0,39	3,6 ± 0,27	91	77	14		
4	4	89	26	84,9 ± 0,80	4,0 ± 0,56	92	75	17	39	84,3 ± 0,76	4,7 ± 0,54	96	74	23		
5	5	88,5	16	85,8 ± 0,70	2,8 ± 0,50	92	82	10	42	86,2 ± 0,75	4,9 ± 0,53	97	74	23		
6	6	88,5	7	88,3												
7	7	88,3	35	86,3 ± 0,80	4,9 ± 0,58	95	71	24	39	86,2 ± 0,70	4,4 ± 0,50	93	75	18		
8	8	87,5	43	87,9 ± 0,58	3,8 ± 0,41	97	80	17	40	85,5 ± 0,52	3,3 ± 0,37	96	79	17		
9	9	87,4	30	83,7 ± 0,80	4,3 ± 0,55	90	72	18	81	83,0 ± 0,63	3,4 ± 0,33	96	74	22		
10	10	86,7	30	83,7 ± 0,80	4,3 ± 0,55	90	72	18	81	83,0 ± 0,63	3,4 ± 0,42	100	68	32		
11	11	86,7	26	89,3 ± 0,70	3,6 ± 0,50	99	84	15	40	86,0 ± 0,62	4,9 ± 0,43	95	78	17		
12	12	86,5	14	86,5					41	86,8 ± 0,71	4,6 ± 0,50	100	78	22		
13	13	86,1	13	86,9					43	84,7 ± 0,63	3,3 ± 0,35	95	73	15		
14	14	85,9	30	86,9 ± 0,47	2,6 ± 0,33	92	82	10	53	83,8 ± 0,64	4,7 ± 0,45	95	73	22		
15	15	9	36	85,1 ± 0,67	4,1 ± 0,48	96	73	23	97	87,7 ± 0,44	4,4 ± 0,31	102	78	24		
16	16	10	36	85,1 ± 0,67	4,1 ± 0,48	96	73	23	23	84,8 ± 0,81	4,2 ± 0,57	93	77	16		
17	17	3	36	85,1 ± 0,67	4,1 ± 0,48	96	73	23	43	86,8 ± 0,57	3,7 ± 0,40	94	81	13		
18	18	26	85,1			94	80	9	41	84,6 ± 0,61	3,9 ± 0,43	92	78	14		
19	19	28	84,8			89	80	9	47	84,4 ± 0,50	3,4 ± 0,34	94	77	17		
20	20	84,8	11	84,1		89	80	9	47	84,4 ± 0,50	3,4 ± 0,34	94	77	17		
21	21	84,2	11	84,1		89	80	9	45	85,2 ± 0,60	4,0 ± 0,42	92	85	7		
22	22	84,2	21	84,1		95	79	16	9	87,9		92	75	21		
23	23	84	46	87,0 ± 0,53	3,6 ± 0,37	95	79	16	9	87,9		92	75	21		
24	24	83,5	24	84,4 ± 0,66	3,1 ± 0,45	93	83	10	77	13	41	84,6 ± 0,46	3,0 ± 0,33	90	77	13
25	25	83,5	39	87,1 ± 0,51	3,2 ± 0,36	97	79	18	95	85,2 ± 0,39	3,8 ± 0,27	96	79	17		
26	26	83,1	39	87,1 ± 0,51	3,2 ± 0,36	97	79	18	85	82,0 ± 0,46	3,0 ± 0,27	96	79	17		
27	27	82,9	47	88,3 ± 0,38	2,6 ± 0,27	96	81	7	18	88,6 ± 0,86	3,7 ± 0,61	97	80	17		
28	28	82,7	16	87,1		91	84	7	69	86,0 ± 0,46	3,9 ± 0,33	94	76	18		
29	29	81,4	39	86,9 ± 0,46	2,7 ± 0,30	94	83	11	35	87,5 ± 0,56	3,5 ± 0,40	99	79	20		
30	30	81,4	622	BD _m = 86,05		94	83	11	86,2		2,5 ± 0,42	94	84	10		
31	31	81,4	622	BD _m = 85,8		94	83	11	1330	BD _m = 85,9						

LD_m = 85,8

TABELLE 17. LINIE II. LB-INDEX FÜR VERSCHIEDENE LÄNGEKLASSEN VON BOHNEN

Länge in mm	Anzahl	LB-Index	
		$M \pm m$	$\sigma \pm m$
87—90	(4)	(76,5)	
91—95	17	74,7 \pm 1,2	4,9 \pm 0,84
96—100	41	74,22 \pm 0,55	3,5 \pm 0,4
101—105	161	72,73 \pm 0,25	3,2 \pm 0,18
106—110	327	71,9 \pm 0,18	3,3 \pm 0,14
111—115	419	70,7 \pm 0,14	2,86 \pm 0,1
116—120	322	69,26 \pm 0,16	2,9 \pm 0,12
121—125	224	67,46 \pm 0,19	2,8 \pm 0,13
126—130	120	66,5 \pm 0,25	2,76 \pm 0,18
131—135	38	65,2 \pm 0,54	3,3 \pm 0,4
136—140	(8)	(65,2)	
Im Ganzen	1681	$LB_m = 70,11 \pm 0,09$	3,74 \pm 0,07

TABELLE 18. LINIE II. DIE KORRELATION ZWISCHEN DER LÄNGE UND DER BREITE FÜR ALLE BOHNEN

Anzahl	Länge		Breite		Correlation
	$M \pm m$	$\sigma \pm m$	$M \pm m$	$\sigma \pm m$	$r \pm m$
1942	11,47 \pm 0,019	0,824 \pm 0,013	8,06 \pm 0,011	0,47 \pm 0,008	+0,69 \pm 0,012

SUR DES CAS D'APPARENTES ANOMALIES MENDÉLIENNES ET SUR DEUX MUTATIONS DOMINANTES DU COBAYE DOMESTIQUE

par

M. ARNOLD PICTET Dr. Sc. et M^{lle} A. FERRERO

(Station de zoologie expérimentale de l'Université de Genève)

avec 6 fig.

(Manuscrit reçu le 7 mars 1934)

INTRODUCTION	78
I. COBAYES À POILS LISSES (RÉCESSIFS) DONNANT DES COBAYES À ROSETTES (DOMINANTS)	78
a. Détermination génétique des Cobayes à rosettes produits par des lisses récessifs	80
b. Origine de la formation des lisses porteurs de Rg.	85
II. SUR DEUX MUTATIONS DOMINANTES DU COBAYE DOMESTIQUE.	88
a. Mutation à partir de lisses rg	88
b. Mutation à partir de rosettes Rg	91
CONCLUSIONS ET RÉSUMÉ DES CHAPITRES I ET II	95
III. SUR D'AUTRES CAS DE PRÉTENDUES ANOMALIES MENDÉLIENNES	98
a. Cobayes non-agoutis (récessifs) donnant des Cobayes agoutis (dominants)	98
b. Cobayes uniformes et à panachure localisée (récessifs) donnant ensemble des Cobayes à panachure généralisée (dominants).	105
c. Cobayes albinos et noir-jeu (récessifs) donnant ensemble des Cobayes agoutis (dominants)	107
RÉSUMÉ DU CHAPITRE III	108
INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.	109

INTRODUCTION

Au cours de nos expériences de génétique poursuivies depuis 1915 sur diverses races de Cobayes, nous avons vu apparaître quelques phénomènes qui paraissaient constituer de graves exceptions aux lois mendéliennes. Il nous arriva, par exemple, plusieurs fois de remarquer que certains individus présentant le caractère récessif, donc dépourvus du caractère allélomorphe dominant, avaient engendré des descendants qui possédaient le caractère dominant correspondant.

Nous avons donc cherché à en trouver l'explication et nous pouvons démontrer aujourd'hui que ce ne sont que de prétendues anomalies mendéliennes, parfaitement conformes à la théorie de la ségrégation des facteurs d'hérédité, malgré leur apparence contradictoire.

Lorsque des cas analogues sont constatés, les adversaires du Mendélisme ne manquent pas de les mettre en avant comme preuves de la non valeur de cette théorie; il est donc important, chaque fois que la chose est faisable, de chercher à démontrer que leur apparition est explicable par des causes normales, conformes aux prévisions.

D'ailleurs ces prétendues infractions au Mendélisme sont devenues depuis quelques années très nombreuses tant en Génétique végétale qu'animale et les auteurs qui les ont constatées ont toujours pu en expliquer l'origine et montrer qu'elles ne constituaient en aucune façon des anomalies. Des phénomènes de non-disjonction à la suite de traumatismes ou d'actions extérieures, d'aberrations chromosomiques, de combinaisons léthales, de ségrégation sélective, de déficience, de changement dans le nombre des chromosomes dans les croisements entre espèces à nombres différents, etc., sont devenus des faits courants, qui se représentent constamment et qui ont toujours confirmé la loi mendélienne qu'ils semblaient infirmer.

Les prétendues anomalies dont le présent travail expliquera la cause consistent dans la production de dominants par des récessifs.

CHAPITRE I

COBAYES A POILS LISSES (RÉCESSIFS) REDONNANT DES COBAYES À ROSETTES (DOMINANTS)

Le 8 juillet 1929, un couple de Cobayes à poils lisses (σ 740 \times φ

787, fig. 1) donna naissance (première portée) à 2 petits à rosettes du type des rosettes localisées dans la région lombaire (fig. 2 et 3). Comme il avait été précédemment démontré (PICTET et FERRERO 7) que le Cobaye à rosettes est dominant par rapport au Cobaye à poils lisses, ce fait anormal paraissait être le résultat d'une erreur; on pouvait penser que la mère 787, peu avant sa réunion avec le ♂ 740, avait été couverte par mégarde par un mâle à rosettes.

Aussi avons-nous attendu la naissance de la portée suivante avant de considérer la production de cette anomalie comme étant un fait acquis. Or les trois portées qui vinrent ensuite comportèrent chacune des petits à rosettes. Dès lors aucun doute n'était plus possible; il était acquis que des Cobayes véritablement à rosettes (dominants) avaient été engendrés par un couple de Cobayes absolument lisses (récessifs).

Quelques mois plus tard, la même anomalie se représentait dans la descendance d'un autre couple de Cobayes lisses appartenant à la même famille, ainsi que dans la descendance de 4 couples de lisses d'une autre lignée n'ayant pas de parenté rapprochée avec les premiers.

Nous donnons ici le détail des naissances de première génération:

Parents Cobayes à poils lisses (récessifs)	Première génération fille	
	Cobayes à rosettes lombaires (dominants)	Cobayes à poils lisses (récessifs)
<i>1ère famille</i>		
♂ 784 × ♀ 787	9	3
♂ 845 × ♀ 979	2	9
<i>2me famille</i>		
♂ 390 × ♀ 796	1	1
♂ 324 × ♀ 298	1	22
♂ 615 × ♀ 615	5	10
♂ 897 × ♀ 897	2	13

Un contrôle pratique en faisant intervenir dans ces couples des femelles lisses normales, étrangères à ces deux familles, nous apprit que c'étaient les lisses ♀ 787, ♀ 979, ♂ 390 et ♀ 796, ♂ 615, ♀ 298, ♀

897, qui portaient en eux les facteurs conditionnant la production de rosettes.

Avant d'analyser les proportions numériques d'apparition des rosettes dans la descendance des lisses récessifs producteurs de ce caractère, il conviendra de rappeler quelques points concernant la constitution génétique du Cobaye à rosettes.

a. Détermination génétique des Cobayes à rosettes produits par des lisses récessifs

Concernant la disposition des poils, on connaît deux races du Cobaye domestique: celui dont les poils, lisses, sont tous orientés en direction antéro-postérieure régulière, et celui chez qui cette disposition fait défaut et est remplacée par la formation d'un nombre plus ou moins grand de centres de tourbillonnement constituant autant de rosettes. Cependant le nombre des centres est très variable; on en compte de 14 à 1 pour le corps et 4 à 2 pour la tête.

Pour ce qui est de la répartition des rosettes sur le tronc, elle s'établit selon 5 zones transversales déterminant deux types génétiques de distribution des verticilles, celui chez qui les rosettes sont réparties d'une manière générale sur la surface du tronc, et que nous avons appelé *Cobaye à rosettes généralisées* (fig. 6) et celui chez qui les verticilles sont strictement localisés en une région déterminée et que nous avons désigné *Cobaye à rosettes localisés* (fig. 2 à 5). En sorte que la relation génétique entre les deux types à rosettes et le type à poils lisses est une relation dihybride, ces trois caractères étant conditionnés par l'intervention de deux facteurs d'hérédité:

R présence des rosettes = facteur conditionnel

r absence de rosettes = condition des poils lisses

G distribution des rosettes antéro-postérieure = ros. généralisées

g localisation des centres dans la région lombaire = ros. localisées

dont les diverses combinaisons amènent à la formation des phénotypes et génotypes suivants:

Rosettes généralisées: 1 RRGG, 2 RrGG, 2 RRGg, 4 RrGg = 9

Rosettes localisées: 1 RRgg, 2 Rrgg = 3

lisses porteurs du facteur de localisation: 1 rrGG, 2 rrGg = 3

lisses complètement récessifs: 1 rrgg = 1

La localisation des rosettes sur le corps du Cobaye (Rg) donne lieu à plusieurs variations, suivant que les centres se répartissent dans la région cervicale (rosettes antérieures) dans la région médiane (rosettes croupe) ou dans la région postérieure.

D'autre part, nous avons remarqué que, dans certaines lignées, l'action du gène R subit une diminution d'intensité au cours des générations, tendant à la réduction du nombre et de la taille des verticilles, cette réduction pouvant conduire à la formation d'individus n'ayant que deux rosettes serrées sur la ligne médio-thoracique, et n'ayant même qu'une seule rosette (monorosette) située soit sur la ligne médio-dorsale, soit légèrement à gauche ou à droite de cette ligne. La réduction poussée à l'extrême produit des animaux sans véritables rosettes, qui n'en portent pour ainsi dire que le souvenir, indiqué par une crête plus ou moins marquée consistant en une surélévation des poils (fig. 5). De nombreux contrôles pratiqués précédemment ont montré que toutes ces variations subies par la réduction du nombre et de la taille des verticilles répondent à la même formule Rg.

Un premier point qu'il convient de préciser maintenant c'est que tous les Cobayes à rosettes issus de lisses étaient des Cobayes à rosettes croupe ou à simple crête, c'est à dire des animaux chez lesquels la réduction des verticilles avait acquis un degré avancé.

En résumé, des Cobayes à poils lisses qu'on aurait cru être des rrgg, ont redonné des Cobayes à rosettes Rg appartenant tous au type de localisation dans la région de la croupe et participant d'une notable réduction des verticilles, ceux-ci n'étant souvent représentés que par la simple crête.

Analyse des chiffres de la première génération et des générations de ségrégation.

Nous avons vu que les couples de lisses redonnant des rosettes appartenaient à deux lignées n'ayant pas de lien de parenté rapprochée; nous devons dès maintenant faire remarquer que l'origine de l'anomalie présente un caractère tout à fait différent selon l'une ou l'autre de ces lignées et que par conséquent il convient d'en faire l'étude séparément.

Première famille ($\delta 740 \times \text{♀ } 787$, $\delta 845 \times \text{♀ } 979$).

Nous avons poursuivi l'analyse de la descendance de ces parents à poils lisses sur les bases suivantes:

lisses $F_2 \times$ lisses F_2

lisses $F_2 \times$ lisses étrangers (pris dans des familles où l'anomalie ne s'est pas manifestée)

rosettes $F_2 \times$ rosettes F_2

rosettes $F_2 \times$ lisses étrangers

(les Cobayes à crête étant comptés dans la catégorie des rosettes puisqu'ils en ont la formule).

Un premier point qui découle de l'examen des chiffres est que, la descendance se composant à chaque génération d'une certaine proportion de lisses redonnant des rosettes, l'anomalie avait un caractère nettement génétique.

Toutefois on remarquera en consultant le tableau général p. 83, que les proportions de ségrégation ne se présentent pas selon un schéma mendélien bien défini et qu'en tous cas il y a, à chaque génération, contamment un fort excédent de lisses. Si les combinaisons des gamètes Rg et rg se font régulièrement, ce qui est prouvé, leur dissociation n'apparaît pas toujours comme réalisant les proportions requises par le monohybridisme; mais il est facile de se rendre compte que cela provient du fait que les lisses porteurs de l'anomalie sont phénotypiquement semblables aux lisses vrais.

C'est pourquoi il faut d'abord considérer les chiffres totalisés par croisements de même nature tels qu'ils sont indiqués au tableau suivant: (Voir p. 83).

Nous remarquerons d'abord (croisements 1 et 2) que les lisses ségrégés redonnent des rosettes dans la même proportion que les rosettes eux-mêmes, ce qui revient à dire que ces lisses sont porteurs de Rg.

Croisements 1, 2 et 3. Les rosettes sont hétérozygotes pour le facteur lisse puisqu'ils proviennent eux-mêmes d'une union rosettes \times lisses. Il en est de même des lisses ségrégés qui proviennent d'un croisement lisses porteurs \times lisses vrais. La descendance de ces trois sortes d'unions, qui comporte 136 sujets, aurait donc dû normalement se composer de 68 rosettes : 68 lisses.

Elle est en réalité de 49 rosettes : 87 lisses
laissant une différence de compensation

de $\frac{+19}{68}$ „ $\frac{-19}{68}$ „

Cela revient à dire que, parmi ces 87 lisses, il y en a au moins 19 qui sont porteurs de Rg non exprimé extérieurement.

Effectivement, parmi ces 19 lisses, 5 couples ont pu être réunis, lesquels ont donné de nouveau :

19 rosettes : 29 lisses

et parmi les 29 lisses, un couple a produit pareillement :

2 rosettes : 2 lisses.

Tableau général de la descendance des deux premiers lisses ayant redonné des rosettes, classé par croisements de même nature.

P	Rg	rg		Rg	rg
740 rg \times 787 rg . .	9	3	Rg F ₂ \times Rg F ₂		
845 rg \times 979 rg . .	2	9	F ₂ 936 \times 936	4	3
	11	12	F ₂ 953 \times 918	6	10
				10	13
rg F _n \times rg étranger			Rg F _n \times rg F _n		
F ₁ 847 \times 979	2	9	F ₁ 890 \times 890	5	14
F ₂ 897 \times 897	2	13	F ₃ 909 \times 995	2	4
F ₃ 973 \times 955	5	12		7	18
F ₃ 1007 \times 1010	9	1			
F ₄ 1040 \times 1030	2	1	rg F _n \times rg F _n		
	20	36	F ₂ 849 \times 890	—	5
			F ₂ 941 \times 941	—	8
			F ₂ 919 \times 919	—	10
Rg F _n \times rg étranger			F ₃ 927 \times 946	—	3
F ₁ 832 \times 853	10	13	F ₃ 946 \times 946	—	13
F ₁ 890 \times 893	8	8	F ₃ 788 \times 796	—	2
F ₂ 909 \times 889	4	15	F ₃ 978 \times 978	—	16
	22	36	F ₄ 977 \times 973	—	9
			F ₄ 946 \times 993	—	2
			F ₅ 995 \times 977	—	4
				—	72

	Ros. loc. Rg	lisses
<i>Génération P</i>		
♂ 740 × ♀ 787 lisses	9	3
♂ 845 × ♀ 979 „	2	9
	11	12
<i>Génération de ségrégation</i>		
1. lisses F _n × lisses étrangers	20	36
2. rosettes F _n × lisses étrangers	22	36
3. rosettes F _n × lisses F _n	7	18
4. rosettes F ₂ × rosettes F ₂	10	13
5. lisses F _n × lisses F _n	—	72

Cela confirme donc bien que les lisses ségrégés sont en partie composés de faux lisses porteurs de Rg. Le caractère génétique de l'anomalie s'affirme nettement.

Croisements 4. Ici, la proportion hétéro-homo est pratiquement réalisée, ce qui indique que parmi les rosettes de ségrégation les uns sont RRgg, les autres Rrgg, ce qui n'a rien d'anormal.

Croisements 5. Ici, toute une série de lisses × lisses n'ont produit que des lisses (72) parmi lesquels il y en a vraisemblablement une proportion de lisses porteurs indéterminable.

Nous constatons ainsi que la dissociation des facteurs en jeu dans la descendance s'est faite selon 3 classes :

des rosettes réelles Rg

des lisses porteurs Rg

des lisses normaux rg

alors que normalement elle n'aurait dû comporter que des rosettes et des lisses vrais. Aucune différence phénotypique quelconque ne pouvant distinguer les lisses Rg des lisses rg, une analyse génétique complète est de ce fait rendue impossible.

Constitution génétique de la femelle ancêtre 787. Les chiffres que nous venons d'analyser, ainsi que l'étude des généalogies, ont établi que le ♂ ancêtre 740 était un lisse vrai (rrgg)¹⁾, et que c'est la ♀ ancêtre 787

¹⁾ Ce ♂ 740 avait été uni à 14 femelles lisses étrangères de contrôle, et n'en avait eu que des lisses.

qui était un lisse porteur de Rg; c'est en conséquence elle qui a transmis le caractère à toute sa nombreuse descendance.

Reste à déterminer si cette ♀ 787 était une RRgg ou une Rrgg. Rappelons qu'avec son ♂ 740 elle avait donné 9 rosettes : 3 lisses, soit la proportion monohybride 3 : 1, qui constitue déjà une anomalie. En effet :

Si la ♀ 787 avait été une Rrgg son union avec un lisse vrai aurait donné :

$$\begin{array}{ccccccc} \text{Rrgg} & \times & \text{rrgg} & = & 1 \text{ Rrgg} & : & 1 \text{ rrgg} \\ \text{lisse porteur} & & \text{lisse vrai} & & \text{rosette} & & \text{lisse vrai} \end{array}$$

Si au contraire elle avait été une RRgg, son union avec un lisse vrai aurait dû produire :

$$\text{RRgg} \times \text{rrgg} = 1 \text{ Rrgg} : 0 \text{ rrgg}$$

Dans aucun cas la proportion 3 : 1 n'a pu être réalisée et nous en déduisons que les 4 lisses produits par le couple ancestral étaient déjà des lisses anormaux porteurs de Rg, en sorte que la descendance du couple ancêtre ♂ 740 \times ♀ 787 doit s'interpréter comme

$$9 \text{ rosettes Rg} : 3 \text{ lisses Rg} \text{ soit } 12 \text{ Rrgg} : 0 \text{ rrgg.}$$

L'anomalie est donc apparue pour la première fois à l'état dominant homozygote pour R, c'est à dire que la ♀ ancêtre 787 répondait à la formule RRgg. Dans la suite, des unions RRgg \times rrgg se sont produites qui ont constitué des Cobayes Rrgg souche d'homozygotes, d'hétérozygotes et de lisses porteurs.

b. Origine de la formation des lisses porteurs de Rg dans la première famille

Nous rappellerons que les Cobayes à rosettes produits par des lisses appartenant tous à la catégorie des rosettes localisées Rg et qu'aucun Cobaye RG (rosettes généralisées) n'a jamais été engendré par eux, ce qui est absolument normal, Rg \times rg ne pouvant point produire de RG.

Pour nous rendre compte de l'origine de formation des lisses porteurs de Rg dans la première famille, il faut consulter le tableau généalogique de la ♀ 787 (p. 86). Elle descend d'un couple d'ancêtres monorosettes ♂ 111 et ♀ 127, c'est à dire de Cobayes chez lesquels s'était déjà manifestée la dégradation du facteur R poussée à un degré avancé. Cette famille comporte d'ailleurs presque uniquement des

animaux à rosettes réduites et à crête, ce qui indique déjà que cette réduction est un caractère nettement familial; en outre, le tableau suivant montre que la diminution d'intensité du facteur R va s'accroissant de générations en générations:

Composition de la descendance des deux ancêtres de la ♀ 787.

1ère génération: 1 couple de monorosettes ♂ 111 × ♀ 127

2e génération: 6 indiv. ros. croupe à 6 verticilles

4 " " " " 4 "

6 " " " " 2 "

1 " monorosette

4 " à crête bien marquée

12 " lisses

3e génération 1 " ros. croupe à 6 verticilles

2 " " " " 4 "

8 " " " " 2 "

2 " à crête bien marquée

10 " lisses

4e génération 2 " ros. croupe à 4 verticilles

7 " " " " 2 "

2 " monorosette

2 " à crête bien marquée

2 " " " *très faible*

7 " lisses

5e génération 4 " ros. croupe à 2 verticilles

1 " à crête *très faible*

1 " *lisse* ♀ 787.

A chaque génération les descendants ont redonné des individus marquant eux-mêmes un caractère très poussé de réduction des rosettes.

Non seulement cette famille se fait remarquer par la réduction du nombre des centres de tourbillonnement, mais aussi par la diminution de leur taille et cela en une plus forte proportion surtout aux 4me et 5me générations où les individus à crête sont très peu différenciés des lisses, par la raison que la crête est devenue presque inapparente.

Il ressort donc que la femelle lisse 787 productrice de rosettes était en définitive un Cobaye à crête, chez qui la crête s'était dégradée à tel point qu'elle ne

pouvait se remarquer¹⁾; la femelle 787 avait l'apparence d'un rg, mais était en réalité un vrai Rg au sens génétique du terme. En outre, le caractère de réduction des verticilles étant héréditaire, sa descendance se faisait remarquer par une forte proportion d'individus à crête inapparente, c'est à dire de lisses porteurs de Rg.

Chez les Cobayes à rosettes, le gène R, dans sa pleine activité, concourt à la formation d'individus à 6 verticilles; il peut comme de juste concourir à la formation de sujets n'en ayant que 4, que 3, que 2, qu'un seul, celui-ci pouvant être dégradé au point de n'être plus qu'une simple crête, parfois peu marquée. Ces Cobayes à crête peu marquée engendrent, tout aussi bien que les autres, des Cobayes à rosettes développées; dans chaque cas, le gène R se manifeste extérieurement, mais à un degré plus ou moins poussé.

Voici maintenant des Cobayes chez lesquels la crête s'est dégradée au point d'être invisible; dès lors ces Cobayes sont absolument pareils à des individus à poils lisses. Cependant l'expérience montre qu'ils sont susceptibles d'engendrer à leur tour des Cobayes à crête, ou à 1, 2, 3, 4 verticilles bien marqués, en sorte que chez eux le gène R n'a pas été détruit, mais son expression a été inhibée par une cause ou une autre.

Trois hypothèses pourraient être envisagées pour expliquer cette inhibition:

a. Intervention de conditions extrachromosomiques pouvant dépendre d'une modification de la qualité du cytoplasme. Dans ce cas, l'anomalie ne pourrait avoir qu'une hérédité maternelle. S'il est vrai que c'est une femelle (787) qui a amené le caractère dans sa nombreuse descendance et que, dans celle-ci, ce sont le plus souvent les femelles soi-disant lisses qui portaient R, il y a lieu de retenir que plusieurs mâles soi-disant lisses ont été identifiés comme étant également porteurs de R. Cette hypothèse n'est donc pas valable.

b. Mutations d'allélomorphes multiples. Les divers degrés de développement du caractère rosettes (4, 3, 2, 1 verticilles, simple crête) correspondraient à des états différents du facteur R : R_1 , R_2 , R_3 , R_4 , ayant des pouvoirs d'action inégaux; la production du degré „crête effacée” résulterait d'une mutation du plus faible de ces états.

¹⁾ CASTLE (1) avait constaté cette dégradation progressive des rosettes jusqu'à la production de lisses porteurs de R, qu'il appelait des *lisses prépotants*; il n'avait cependant pas poussé assez loin l'étude de ce phénomène.

c. Mutations de facteurs d'intensité. Le facteur R s'exprimant par la formation de verticilles très variables dans leur forme et dans leur nombre, sa manifestation est normalement accompagnée de l'action de facteurs d'intensité de diverses puissances. La production d'individus à crête effacée résulterait d'une mutation de l'un de ces facteurs.

Quoiqu'il en soit, il faut se souvenir que le Cobaye Rg, qui est devenu phénotypiquement semblable à un lisse par perte de la crête, est quand même susceptible d'engendrer à nouveau des sujets à crête et à rosettes marquées. Si donc l'on admettait l'une de ces hypothèses, il faudrait convenir que le mutant puisse donner lieu, dans la descendance, à une mutation réverse.

CHAPITRE II

SUR DEUX MUTATIONS DOMINANTES DU COBAYE DOMESTIQUE

a. Mutation à partir de lisses rg

Nous avons signalé que les Cobayes à poils lisses qui ont redonné des individus à rosettes appartenaient à deux familles n'ayant pas de parenté rapprochée entre elles. L'analyse des chiffres de la première famille a fait l'objet du chapitre précédent. Nous nous occuperons maintenant de la deuxième famille, dont le détail s'établit comme suit :

Parents	Première génération fille	
Cobayes à poils lisses rg (récessifs)	Cobayes à rosettes croupe ou à crête Rg (dominants)	Cobayes à poils lisses rg (récessifs)
1. ♂ 897 × ♀ 897	2	13
2. ♂ 390 × ♀ 796	2	3
3. ♂ 615 × ♀ 615	5	10
4. ♂ 324 × ♀ 298	1	22
	10	48

C'est à dire une proportion de lisses très élevée par rapport à celle des rosettes, et passablement plus élevée encore que dans la première famille. Un point est à noter, c'est que, ici également, tous les Cobayes à rosettes issus de lisses appartiennent à la catégorie des rosettes localisées dans la région de la croupe (fig. 2 et 3) ou réduites à la simple crête (fig. 5). C'est la seule analogie existant entre les deux familles.

Mais une différence capitale les distingue :

Dans la première famille, à côté de lisses vrais rg, s'étaient formés de faux lisses porteurs de Rg, lesquels représentaient un stade avancé de régression du caractère rosettes, devenu ainsi inapparent.

Ici, rien de semblable ; tous les lisses sont de vrais purs rg ce qui est contrôlé par plusieurs essais et par le fait qu'ils appartiennent tous à une lignée complète de vrais lisses. Parmi ceux-ci se trouvent 4 couples qui, *spontanément*, ont redonné des Cobayes à rosettes Rg et il faut ajouter que tous les frères et sœurs de ces 4 couples étaient également des lisses. Cela marque bien que dans leur ascendance aucun individu ne portait Rg avant l'apparition du premier vrai rosettes.

C'est ce dont on se rendra parfaitement compte en consultant le tableau généalogique p. 96.

Du côté de son ascendance paternelle, le couple 897 \times 897 descend d'une série de générations composées uniquement de vrais lisses purs, aussi loin que nous pouvons remonter dans nos élevages, soit jusqu'en 1914. Du côté maternel, il y a 7 générations antérieures de lisses.

Du couple 615 \times 615, c'est la femelle seule qui est un lisse porteur de Rg et son ascendance ne comporte que des lisses jusqu'à 4 générations en arrière.

De même pour le couple 390 \times 796, leur ascendance ne comporte que des lisses durant 6 générations.

Du couple 324 \times 298, le père seul est un lisse porteur de Rg et, ici encore, 5 générations d'ancêtres ne sont formées que de lisses.

Nous confirmons donc par ce qui précède que, dans cette seconde famille, les lisses qui ont redonné des rosettes ne provenaient pas d'une dégradation progressive du facteur, mais ont surgi spontanément dans des lignées de lisses purs, ce que marque parfaitement le détail des portées successives de ces 4 couples :

Détail des portées successives des 4 couples de lisses rg ayant redonné des rosettes Rg.											
♂ 897 × ♀ 897			♂ 390 × ♀ 796			♂ 615 × ♀ 615			♂ 324 × ♀ 298		
portées	lisses rg	rosettes Rg	portées	lisses rg	rosettes Rg	portées	lisses rg	rosettes Rg	portées	lisses rg	rosettes Rg
934	2	1	863	1	1	694	3	—	420	2	—
954	4	—	906	1	2	723	1	2	450	1	—
988	—	1		2	3	746	2	—	466	1	—
1001	3	—				761	1	2	485	1	—
1024	1	—				782	2	1	501	3	—
1030	3	—				797	1	—	506	2	—
	13	2					10	5	533	2	—
									542	2	—
									564	1	—
									575	2	—
									596	1	—
									635	2	—
									641	1	—
									661	1	1
										22	1

Les 11 Cobayes à rosettes produits par ces 4 couples de lisses sont tous des Cobayes à rosettes localisées, parfaitement caractérisés par la centralisation des verticilles dans la région lombaire; ce sont donc bien des Rg.

Considérons maintenant les chiffres des portées successives de ces couples, en commençant par le 324 × 298.

Voici un couple de Cobayes lisses, contrôlés comme de purs rg qui, réunis du 15 février 1929 au 19 juin 1931 ont eu 12 portées successives n'ayant donné que des lisses; ce couple, avant de mourir, a donné encore un 13e portée, de laquelle surgit pour la première fois un petit à rosettes localisées. En 28 mois ce couple a d'abord produit successivement 22 lisses avant de produire en dernier lieu un seul et unique rosettes.

Pour ce qui est des trois autres couples, ils n'ont pas attendu leur

dernière portée pour reproduire des individus à rosettes, mais en ont donné déjà dès le début de leur union. On peut quand même considérer la production, par eux, d'individus Rg comme une apparition spontanée, en raison du fait qu'ils sont des rg et qu'ils appartiennent à une lignée complète de rg.

On interprétera ces cas d'apparition spontanée de dominants Rg dans des lignées de récessifs rg, comme paraissant démontrer l'origine du Cobaye à rosettes localisées Rg par mutation dominante à partir du lisse récessif rg et l'on expliquera ce mode de formation de la façon suivante:

A leur naissance, le mâle et la femelle de ces 4 couples étaient des rg. Considérons le couple 324 \times 298: mâle et femelle restent des rg jusqu'à leur 12e portée; à ce moment, dans le chromosome contenant r de l'un d'eux, r mute en R, en sorte que les deux gamètes qui se trouvent dès lors en présence sont rg et Rg, dont l'union produit à la fois des lisses et des rosettes. Il en est de même pour les trois autres couples, bien que, chez eux, le mutant se soit formé au début de l'union.

Nous savons que les parents de ces 4 couples sont de vrais lisses rg, (ce qui est démontré par leur généalogie et par des contrôles) et non pas de faux lisses porteurs de Rg, comme ce fut le cas dans la famille précédente. Normalement, ils auraient dû avoir une descendance conforme à leur formule, soit uniquement composée de lisses rg.

Toutefois leur descendance comporte à la fois des rosettes et des lisses; l'explication en est fournie par le fait que, dans leur lignée germinale, s'est présentée à un moment donné une mutation de r en R. Si la mutation s'était produite chez les deux parents, la descendance, dès ce moment, n'eut plus été composée que de rosettes (Rg \times Rg). Le fait qu'elle est composée à la fois de lisses et de rosettes montre que la mutation ne s'est produite que chez un seul parent (rg \times Rg).

Nous concluons ainsi que r a muté en R dans un organisme rg, pour former, dans la descendance, des individus Rg.

b. Mutation à partir de rosettes Rg

Nous avons vu que le Cobaye à rosettes généralisées bidominant RG (voir p. 80), peut engendrer, en outre de lui-même:

3 phénotypes à rosettes localisées Rg

1 lisse birecessif rg

3 phénotypes lisses rG

ces derniers porteurs du facteur de distribution, lequel ne peut s'exprimer par lui-même puisque ces lisses ne portent pas R.

Or, si l'on réunit l'un des récessifs rosettes Rg et l'un des lisses rG, le résultat de cette union sera la production du Cobaye à rosettes bi-dominant RG, l'un des conjoints apportant le facteur conditionnel R et l'autre celui de distribution G. En effet, 4 opérations que nous avons pratiquées précédemment (PICTET et FERRERO 7) ont réalisé cette combinaison avec chiffres absolument conformes, de la façon suivante :

croisements	obtenu			proportions conformes		
	ros. génér.	ros. local	lisses	ros. génér.	ros. local.	lisses
Rrgg × rrGg	RrGg 23	Rrgg 22	rrGg rrgg 48	1	1	2
RRgg × rrGG	RrGg 60	—	—	1	—	—
RRgg × rrGg	RrGg 32	Rrgg 29	—	1	1	—
Rrgg × rrGG	RrGg 35	—	rrGg 37	1	—	1

Dans chaque combinaison Rg × rG, le bidominant est reproduit dans son état hétérozygote. On pourrait ainsi supposer que l'origine de la formation du Cobaye à rosettes généralisées serait due à l'union de la mutation Rg et d'un lisse rG. Cette reconstitution du bidominant pourrait bien se produire de cette façon dans des populations dans lesquelles des Cobayes Rg et rG coexisteraient ; mais cela n'est pas le cas des lignées précédemment étudiées.

En effet, les lisses rG ne peuvent provenir que d'une dissociation des facteurs dans un organisme RG, en aucune façon dans un individu Rg. Or la mutation Rg s'est produite à partir d'individus ségrégés rg, en sorte que G n'a jamais été apporté dans leur ascendance. En conséquence, les 4 couples de lisses qui ont redonné des rosettes loca-

lisées n'ayant apporté que R et g, le bidominant RG n'a pu être obtenu directement par eux et son origine doit être recherchée ailleurs.

Ce sont trois nouveaux couples de rosettes localisées qui vont nous mettre sur la voie nous permettant de déterminer le mode de formation du bidominant RG autrement que par la combinaison des facteurs R et G: les couples de Rg 423×423 , 423×424 , 421×421 , qui sont de vrais rosettes localisées, déterminés par la position des

Portées successives des 3 couples ros. loc. Rg											
♂ 423 Rg × ♀ 423 Rg				♂ 423 Rg × ♀ 424 Rg				♂ 421 Rg × ♀ 421 Rg			
portées	Rg	rg	RG	portées	Rg	rg	RG	portées	Rg	rg	RG
469	2	—	—	470	2	—	—	494	3	1	—
491	2	1	—	531	2	—	—	522	2	—	—
532	2	—	—	563	1	2	—	530	2	—	—
544	1	2	—	587	1	—	—	554	3	—	—
563	1	2	—	605	2	—	—	559	1	—	—
596	1	—	—	636	1	—	—	599	2	—	—
649	1	—	—	665	—	3	—	641	3	1	—
673	1	—	2	685	1	1	—	633	3	—	—
703	1	—	1	723	1	—	—	659	2	—	—
	12	5	3	753	1	1	—	670	1	—	—
				775	1	—	—	674	3	—	—
				792	—	2	—	682	2	—	—
				823	1	—	—	698	1	1	—
				828	1	—	—	720	1	2	—
				843	2	—	—	735	1	—	—
				876	—	—	2	758	2	1	—
					17	9	2	780	3	—	—
								786	—	2	—
								800	1	1	—
								804	1	2	—
								812	2	1	—
								835	1	1	—
								844	1	1	—
								877	1	—	1
									42	14	1

verticilles, strictement centralisés dans la région lombaire. En outre, leur généalogie, ascendance et descendance, montre qu'ils répondent bien à la formule Rg. Voici pour commencer le détail de leurs portées successives: Voir table p. 93.

Il y a lieu de remarquer que les couples 423×423 et 424×423 sont formés de 4 frères et sœurs et que le couple 421×421 (frère et sœur) sont leurs cousins au 2^{me} degré. Nous avons donc là un groupe de Cobayes Rg très prochainement apparentés et qui, parmi tous les couples de Rg ségrégués de nos élevages, au nombre de plus de soixante, sont les seuls qui ont redonné des RG.

Les 6 individus RG produits par ces 3 couples sont nettement des Cobayes à rosettes généralisées (fig. 6), bien caractérisés par la distribution des verticilles en distribution antéro-postérieure et répartis sur toute la surface du tronc. Il n'y a donc aucun doute que des bidominants RG ont été reproduits par des récessifs Rg.

On peut déterminer exactement d'après leur descendance, que chacun des parents du premier et du troisième couple répondait à la formule Rg; en effet, leur descendance se totalise comme suit:

	Ros. loc. Rg	lisses rg	proportions
423 Rg \times 423 Rg	15	3	3 : 1
421 Rg \times 421 Rg	43	15	3 : 1

et seule la combinaison Rrgg \times Rrgg peut donner ce résultat. Pour ce qui est du deuxième couple, dont la descendance n'est que très approximativement 3 : 1, la constitution génétique du ♂ 423 est déjà déterminée comme répondant à la formule Rrgg.

Les bidominants RG ont donc été produits par des couples hétérozygotes pour R, homozygotes pour g.

Considérons maintenant que le ♂ RG 877, produit à la dernière portée du troisième couple, a pu être uni à une ♀ ros. loc. contrôlée comme étant une RRgg, qu'il en a eu la descendance suivante:

♂ 877 RG \times ♀ 641 RRgg = 10 ros. loc. Rg : 10 ros. génér. Rg
et que seule la combinaison RRgg \times RrGg peut réaliser cette proportion, nous en concluons que ce ♂ 877 a été produit sous sa forme bihétérozygote RrGg.

Voici donc 3 couples de Cobayes Ros. loc. récessifs, lesquels ont eu respectivement 7, 15 et 23 portées successives uniquement composées, conformément à leur formule, de Rg et rg et qui, à la fin de leur existence, ont eu deux dernières et une dernière portée ayant produit inopinément et pour la première fois des bidominants ros. génér. RG.

De ces faits, il apparaît donc clairement que le bidominant RG a surgi comme mutation dominante à partir du récessif Rg dans des lignées complètes de Rg et que dans un cas certain c'est sous sa forme bihétérozygote qu'il a été produit. Le mécanisme de la formation de cette mutation s'expliquera de la façon suivante:

Les 3 couples Rg ont produit uniquement des Rg et des rg, jusqu'à l'époque de leurs 7e, 15e et 23e portées respectives; jusque là mâle et femelle avaient eu une descendance conforme à leur formule, soit:

$$\text{Rrgg ros. loc.} \times \text{Rrgg ros. loc.} = 3 \text{ Rg ros. loc.} : 1 \text{ rrgg lisse.}$$

A cette époque, dans la lignée germinale de l'un d'eux, s'est présentée une mutation de g en G, en sorte que ce ne sont plus deux organismes Rrgg qui se sont trouvés en présence, mais un Rrgg et un RG, ayant engendré régulièrement des individus à rosettes localisées Rg et des individus à rosettes généralisées RG.

Nous concluons ainsi que g a muté en G dans un organisme Rg pour former dans la descendance des individus RG.

CONCLUSIONS ET RÉSUMÉ DES CHAPITRES I ET II

Il nous faut analyser maintenant la généalogie des 4 couples de lisses rg ayant redonné des Rg par mutation (paragraphe a) et celle des 3 couples de rosettes Rg ayant redonné des RG, également par mutation (paragraphe b); ils ont tous pour ancêtre un certain Rg ♂ M2 et leur généalogie commune se résume comme suit: (voir p. 96).

Cette généalogie montre que les 4 couples rg ayant produit la mutation Rg et les 3 couples Rg ayant produit la mutation RG descendent tous d'un même couple d'ancêtre Rg \times RrGg que nous avons dans nos élevages en 1915. Leur lignage remonte donc à une même souche. Toutefois la présence de R et G dans les gamètes du couple originel ne doit pas être considérée comme entrant en ligne de compte dans la

Généalogie commune des 7 couples précédents.						
Généra- tions	I. mutation R à partir de r				II. mutation G à partir de g	
Ancêtre commun	♂ Rg M ₁ ♀ RrGg 12	♂ Rg M ₁ ♀ RrGg 12	♂ Rg M ₁ ♀ RrGg 12	♂ Rg M ₁ ♀ RrGg 12	♂ Rg M ₁ ♀ RrGg 12	♂ Rg M ₁ ♀ RrGg 12
1	♂ RG 69 ♀ Rg 60	♂ RG 69 ♀ Rg 60	♂ RG 186 ♀ RG 245	♂ RG 137 ♀ RG 137	♂ RG 35 ♀ Rg 38	♂ Rg 35 ♀ Rg 38
2	♂ rg 75 ♀ rg 130	♂ rg 75 ♀ rg 130	♂ rg 314 ♀ rg 683	♂ Rg 366 ♀ rg 678	♂ Rg 258 ♀ Rg 360	♂ Rg 137 ♀ Rg 137
3	♂ rg 194 ♀ rg 274	♂ rg 194 ♀ rg 274	♂ rg 780 ♀ rg 790	♂ rg 834 ♀ rg 834	♂ Rg 421 ♀ Rg 421	♂ Rg 144 ♀ Rg 354
4	♂ rg 632 ♀ rg 614	♂ rg 632 ♀ rg 614	♂ Rg 858 ♀ rg 453	♂ rg 149 ♀ rg 143	Rg, RG	♂ Rg 423 ♀ Rg 423 ♀ Rg 424
5	♂ rg 777 ♀ rg 705	♂ rg 777 ♀ rg 705	♂ rg 231 ♀ rg 718	♂ rg 198 ♀ rg 187		Rg, RG
6	♂ rg 788 ♀ rg 777	♂ rg 390 ♀ rg 796	♂ rg 543 ♀ rg 407	♂ rg 324 ♀ rg 298		
7	♂ rg 897 ♀ rg 897	rg, Rg	♂ rg 615 ♀ rg 615	rg, Rg		
8	rg, Rg		rg, Rg			

formation des mutants R et G, car la dissociation des facteurs dans les croisements nous avait permis d'éliminer complètement R des lignées I et G des lignées II, en sorte que la mutation R s'est formée à la suite d'une succession de couples r et que la mutation G s'est formée à la suite d'une succession de couples g.

D'autre part, aucun des deux mutants ne s'est jamais formé dans d'autres familles de nos très nombreuses lignées de Cobayes, durant les 20 années que nous en étudions l'hérédité. La ♀ RrGg 12 est également l'ancêtre de plusieurs de ces lignées non mutantes, en sorte que c'est le ♂ Rg M₂ qui a créé la famille d'où sont nées les deux mutations. Nous pouvons donc mettre en opposition deux catégories de familles (populations), l'une n'ayant jamais donné lieu à la formation de mutations, l'autre en ayant fourni deux.

Les mutants R et G ont ainsi été produits dans une même famille et s'il n'y a pas parenté immédiate entre les Cobayes producteurs

de R et ceux producteurs de G, ils dérivent d'une même souche.

Nous concluons ainsi que le bidominant Rosettes généralisées RG a pour origine deux mutations successives:

l'une, R, à partir de r dans des organismes rg, pour former dans la descendance des Cobayes Rg,

l'autre, G, à partir de g dans des organismes Rg, pour former dans la descendance des Cobayes RG.

Dans la suite de nos élevages, la mutation Rg et la mutation RG se sont trouvées en présence et ont reconstitué des Cobayes dihétero-zygotes RrGg devenus la souche d'une nouvelle population dihybride composée des 16 phénotypes et génotypes habituels (PICHET et FERRERO 7). Ces deux mutants ont été différenciés dans des lignées constantes ségréguées rg et Rg dans nos élevages. On comprendra qu'ils se soient produits bien autrefois dans d'autres élevages à l'origine d'apparition de Cobaye à rosettes, ce qui nous amène à conclure que le Cobaye à poils lisses commun serait l'ancêtre des deux races actuellement connues de Cobayes à rosettes.

En résumé:

Chapitre I. Des Cobayes lisses birécessifs rg ont redonné des dominants à rosettes Rg. Cela constitue une anomalie mendélienne, mais qui n'est qu'apparente. L'explication en est fournie par le fait que ces lisses rg, qui appartenaient à une lignée chez laquelle se manifestait, de générations en générations, une dégradation progressive du caractère rosettes dont le degré le plus poussé en marquait la disparition apparente, étaient en définitive de faux lisses, porteurs de Rg non exprimé extérieurement, mais n'en étant pas moins des Rg génétiques, capables par conséquent de redonner de vrais Rg.

La production de dominants par des récessifs, dans ce cas, ne constitue pas une infraction à la loi de ségrégation mendélienne, malgré son apparence contradictoire.

Chapitre II. D'autres Cobayes lisses rg ont redonné des rosettes Rg, et des rosettes Rg ont redonné des rosettes RG; il s'agit là également d'une apparente anomalie mendélienne dont l'explication réside dans le fait que, dans cette famille, R est le résultat d'une mutation de r en R dans des gamètes rg, modifiant leur constitution primi-

tive rrgg en Rrgg, et que G est le résultat d'une mutation de g dans des organismes Rg, modifiant leur constitution primitive Rrgg en RrGg; les Cobayes ayant produit ces deux mutants proviennent d'un ancêtre commun, mais n'ont pas de parenté rapprochée avec ceux du chapitre I.

On remarquera en outre que les deux mutations successives sont nées comme mutations dominantes, ce qui n'est pas fréquemment le cas. On retiendra encore que les mutants R et G se sont formés dans des Cobayes âgés et qu'il faut peut-être en voir là l'une des causes.

Il apparaît ainsi que le Cobaye commun à poils lisses pourrait être l'ancêtre d'origine des deux races connues de Cobayes à rosettes.

CHAPITRE III

SUR D'AUTRES CAS DE PRÉTENDUES ANOMALIES MENDÉLIENNES

a. *Cobayes non-agoutis (récessifs) redonnant des Cobayes agoutis (dominants)*

Les Cobayes dits agoutis, dont le pelage se compose de poils noirs avec bague feu, sont génétiquement dominants sur tous les autres types de coloration; noirs, noir et feu, panachés noir et feu, fauves etc. Le symbole attribué par CASTLE au facteur agouti est M^v ; les autres types de coloration sont donc dépourvus de l'alléomorphe dominant et répondent à la formule m^v . Les expériences ont en effet montré que des Cobayes agoutis peuvent engendrer, à côté d'eux-mêmes, des animaux porteurs de noir, de feu, de fauve, de panachure, etc.

Cependant, ayant personnellement démontré que les couleurs noir, feu et la panachure étaient conditionnées par des facteurs indépendants, tous alléomorphes récessifs de l'agouti, il sera préférable de désigner, dans cette étude, par C l'ensemble des facteurs conditionnant la coloration non-agouti. Ainsi, un Cobaye agouti hétérozygote pour le non-agouti sera désigné par $M^v c$, ce qui revient à dire que jamais un individu cc ne peut engendrer des agoutis M^v .

Or, en 1921, dans nos élevages, nous avons eu un mâle (σ 61) feu et

blanc, sur le pelage duquel une observation attentive ne révéla pas le moindre poil agouti. Cet individu paraissait être un cc au sens génétique du mot. Il fut croisé avec une ♀ 155 noir, feu, blanc, contrôlée comme étant authentiquement une cc. On s'attendait donc à ce que les portées de ce couple n'eussent donné que des cc non-agoutis; elles donnèrent en réalité ¹⁾:

	agoutis	non-agoutis
♂ 61 feu-blanc × ♀ 155 noir-feu-blanc. .	9	5

Ainsi, un couple de non-agoutis récessifs avait redonné des individus parfaitement agoutis dominants. Il s'agissait donc là d'un nouveau cas pouvant être interprété comme constituant une infraction grave à la loi de ségrégation mendélienne; une étude approfondie de ce cas s'imposait.

La ♀ 155 avait été déterminée comme étant une vraie cc; d'ailleurs elle portait des taches noires et l'on sait que jamais le noir ne co-existe avec l'agouti dans le pelage d'un même Cobaye. Si le Cobaye renferme le facteur M^y il a des taches agouti, s'il ne le renferme pas, des taches noires.

C'était donc le ♂ 61 qui était l'apporteur de l'anomalie, c'était donc à lui qu'il convenait de s'adresser pour démêler ce problème. Aussi fut-il uni à diverses femelles non-agouti toutes contrôlées comme étant des cc. Voici le résultat de ces premiers essais:

	agoutis	non-agoutis
♂ 61 × ♀ 61 noir-feu-blanc	4	6
♂ 61 × ♀ 762 " " "	2	2
♂ 61 × ♀ 406 " " "	3	2
♂ 61 × ♀ 594 " " "	3	2
♂ 61 × ♀ 767 " " "	2	3
♂ 61 × ♀ 155 " " "	9	5
♂ 61 × ♀ 381 feu-blanc	5	6
	28	26

¹⁾ Une note préliminaire a été publiée à ce sujet (GUYÉNOT et PICTET 4).

Ainsi ce ♂ 61 feu-blanc avait reproduit, avec chacune de ses 7 femelles cc, de nouveau plusieurs agoutis. Les proportions réalisées sont celles d'une ségrégation hétéro-homo de monohybridisme; toutes les femelles étant des récessifs cc, il en résulte que le ♂ 61 répondait à la formule $M^y c$. Bien que ne portant pas trace d'agouti dans son pelage, il n'en avait pas moins la constitution génétique; chez lui, l'agouti qu'aurait dû manifester son gène M^y ne s'était pas manifesté d'une façon apparente extérieure: son agouti était masqué.

Les Cobayes M^y peuvent être agouti uniforme, agouti-feu, agouti-panaché, etc.; les cc peuvent être noir uniforme, feu uniforme, noir-feu, panachés noir-feu, etc. Dans les deux cas, la panachure peut recouvrir des aires d'étendue extrêmement variable, depuis la présence d'une infime tache blanche jusqu'à la formation d'un individu complètement blanc, mais non-albinos (PICTET 5). Dans les cas de panachure très développée, un M^y pourra ne porter qu'une minime touffe agouti, le plus souvent localisée à la tête, le cc qu'une infime tache noire ou feu. Les aires blanches s'étendant à l'extrême ont tendance à masquer la couleur jusqu'à l'inhiber presque complètement, voire complètement.

Nous sommes amenés ainsi à l'hypothèse que, chez le ♂ 61, la panachure aurait considérablement envahi la surface du corps de façon à masquer complètement l'agouti ou bien d'en rendre la manifestation si faible qu'elle passa inaperçue.

Cette hypothèse se confirme déjà par le fait que le ♂ 61 a été vérifié comme étant un $M^y c$, donc portant le facteur producteur d'agouti; elle sera encore confirmée par l'étude de sa descendance qui montrera qu'elle s'établit selon les proportions mendéliennes exactes. Mais il restera à déterminer si l'absence d'agouti apparent est bien le résultat d'un envahissement de la panachure poussé à l'extrême et c'est la généalogie de ce ♂ 61 qui nous renseignera à ce sujet.

Ségrégations mendéliennes dans la descendance du ♂ 61.

Parmi les 28 agoutis issus des croisements précédents ($\text{♂ 61} \times \text{♀♀ cc}$, p. 99) nous avons pu retenir 3 couples d'agoutis hétérozygotes porteurs de cc, dont les unions ont donné la F_1 suivante:

P. ♂ 61. M ^{yc} agouti × ♀♀ cc noir-feu-blanc			
F ₁ M ^{yc} × M ^{yc}	agouti	noir-feu-blanc	feu-blanc
♂ 230 × ♀ 230	14	6	4
♂ 230 × ♀ 224	9	2	1
♂ 305 × ♀ 683	4	—	1
	27	8	6
6 feu-blanc dont 3 pouvant être porteurs d'agouti . .	3	3	
	30	11	

La dissociation des facteurs dans les hybrides M^{yc} × M^{yc} est donc régulière en 3 agoutis: 1 non-agouti (forte approximation), ce qui confirme que le ♂ 61 était un agouti masqué. Il est produit 6 individus feu-blanc dont on ignore s'ils sont porteurs ou non d'agouti, ces deux phénotypes pouvant être engendrés.

F ₂ des non-agoutis provenant des couples F ₁ non-agoutis.				
m ^{yc}	m ^{yc}	agouti	noir-feu-blanc	feu-blanc
♂ 549 f-b	× ♀ 987 n-f-b	—	3	5
♂ 670 f-b	× ♀ 654 f-b .	—	5	3
♂ 820 n-f-b	× ♀ 928 f-b .	—	18	3
♂ 785 n-f-b	× ♀ 820 f-b .	—	39	10
♂ 785 n-f-b	× ♀ 833 f-b .	—	21	2
♂ 902 n-f-b	× ♀ 893 f-b .	—	21	7
		—	107	30

Aucun agouti n'est reproduit, ce qui est conforme aux prévisions; Les 30 Cobayes feu-blanc sont donc tous des cc non porteurs d'agouti.

F ₂ des agoutis provenant des agoutis F ₁			
MVc × MVc	agouti	noir-feu-blanc	feu-blanc
♂ 382 × ♀ 382	14	—	1
♂ 305 × ♀ 683	4	—	1
♂ 274 × ♀ 274	6	—	—
♂ 294 × ♀ 274	6	—	—
♂ 304 × ♀ 359	5	—	1
	35	—	3

Ici, les 3 feu-blanc sont, bien entendu tous porteurs d'agouti, ce qui donne le résultat conforme de 100% d'agoutis.

F ₂ agoutis des agoutis F ₁			
MVc × MVc	agouti	noir-feu-blanc	feu-blanc
♂ 273 × ♀ 273	11	12	2
♂ 274 × ♀ 274	2	1	1
3 feu-blanc dont 1½ pouvant être porteur d'agouti . .	13	13	3
	1½	1½	
	14½	14½	

ségrégation en 1 agouti : 1 non agouti, ce qui est conforme. Comme de juste les 3 feu-blanc peuvent être aussi bien porteurs ou non d'agouti.

F ₂ agoutis des agoutis F ₁			
MVc × MVc	agouti	noir-feu-blanc	feu-blanc
♂ 418 × ♀ 480	10	3	1
♂ 418 × ♀ 418	9	3	1
♂ 499 × ♀ 352	3	1	—
2 feu-blanc dont 1 pouvant être porteur d'agouti . .	22	7	2
	1	1	
	23	8	

ségrégation en 3 : 1 ce qui est conforme.

F _n des non-agoutis de ségrégation				
m ^{yc} × m ^{yc}		agouti	noir-feu-blanc	feu-blanc
♂ 645 n-f-b	× ♀ 361 n-f-b	—	16	2
♂ 389 "	× ♀ 275 "	—	13	4
♂ 756 "	× ♀ 565 "	—	6	1
♂ 795 "	× ♀ 795 "	—	16	9
♂ 811 "	× ♀ 811 "	—	11	3
♂ 820 "	× ♀ 833 "	—	14	3
♂ 1053 "	× ♀ 807 "	—	4	2
♂ 946 "	× ♀ 946 "	—	5	3
♂ 998 "	× ♀ 893 "	—	6	3
♂ 978 "	× ♀ 978 "	—	11	3
		—	102	33

Aucun agouti n'est produit, ce qui est conforme ; aucun des 33 feu-blanc n'est donc porteur d'agouti.

La descendance du ♂ 61, porteur d'agouti, pendant plus de 4 générations filles se montre donc comme étant normalement mendélienne. En sorte que, dans le cas particulier, la question qui s'est posée au début de ce chapitre ne constitue en aucune façon une anomalie de la loi de ségrégation.

Généalogie du ♂ 61.

Le ♂ 61, né le 15 juin 1920, descendait en ligne directe d'une certaine ♀ .039, que nous avons en 1914 et qui était elle-même feu-blanc. Cette femelle ancêtre était une vraie cc, qui fut d'abord unie à des panachés cc, et plus tard à un mâle agouti uniforme, n° A. 01. De ces diverses unions se créèrent donc deux souches familiales :

a. ♀ .039 × ♂♂ cc — s o u c h e n o n - a g o u t i, ayant produit durant 5 générations

288 cc noir-feu-blanc : 90 cc feu-blanc

b. ♀ .039 × ♂ agouti A. 01, s o u c h e a g o u t i, ayant produit durant 5 générations

132 agoutis : 32 cc noir-feu-blanc : 17 cc feu-blanc

Le ♂ 61 était l'un de ces 17 feu-blanc de la 3e génération.

Nous retiendrons de ce qui précède:

1. Le caractère bicolore feu-blanc est un caractère familial, puisqu'il se reproduit d'une façon constante à chaque génération, aussi bien dans la souche *a* que dans la souche *b*. On peut même dire que c'est un caractère génétique mendélien, puisque dans la souche *a* et dans toute la descendance du ♂ 61, la proportion globale des noir-feu-blanc par rapport aux feu-blanc, est de 3 : 1.

2. Dans chacune des deux souches, de même que dans toute la descendance du ♂ 61, la panachure a une tendance marquée à grandir de générations en générations.

Chez l'ancêtre ♀ .039, la panachure était fort peu étendue, mais unie à des panachés cc, on constata que sa descendance comportait un nombre assez élevé de sujets ne portant presque plus de couleur. Le mâle agouti A. 01, ancêtre de la souche *b*, n'apporta point de panachure dans son union avec la ♀ .039, aussi la première génération ne comporta-t-elle que des individus peu panachés; à la seconde génération, il est manifeste que les aires blanches sont devenues plus étendues, plus étendues encore chez la plupart des descendants des générations suivantes. Le ♂ 61, qui appartient à la 3e génération de cette souche, ne porte que deux taches feu derrière les oreilles et l'on compte dans sa descendance un bon nombre de sujets presque complètement blancs, ne possédant qu'une infime tache sur la nuque. L'augmentation graduelle de l'extension de la panachure dans la famille (population) du ♂ 61 est donc un phénomène général.

Nous avons montré précédemment le mécanisme de l'augmentation progressive de la panachure de générations en générations (PICTET 5). Cette augmentation progressive est le résultat d'une action répétée, à chaque génération, du facteur P, suivant qu'il est apporté par un seul gamète (Panaché P × uniforme u = faible panachure) ou par les deux gamètes à la fois (Panaché P × Panaché P = plus forte panachure) et si à chaque génération, les deux conjoints sont chaque fois des panachés.

Dans le cas du ♂ 61, ce mécanisme s'est présenté de la façon suivante:

♀ .039 P × ♂ A .01 u = une fois P, faible panachure

2e génér. P × P = deux fois P, plus forte extension

3e génér. (♂ 61) (P × P) × (P × P) = 4 fois P, encore plus forte

extension et ainsi de suite, étant entendu que l'extension n'atteint pas forcément le degré extrême pour chaque individu, mais que quelques-uns réapparaissent avec une certaine étendue de pigment. On trouvera d'ailleurs dans le travail précité une statistique de l'augmentation progressive de la panachure.

On conçoit ainsi parfaitement comment la panachure, envahissant progressivement la surface du corps du Cobaye finit, dans les cas les plus poussés, par masquer le noir des cc et l'agouti des Mx. Le ♂ 61 ainsi que tous les bicolores feu-blanc de son ascendance et de sa descendance, ont subi l'influence de ce phénomène, qui confirme nettement l'hypothèse émise au début de ce chapitre.

b. Cobayes uniformes et à panachure localisée (récessifs) redonnant ensemble des Cobayes à panachure généralisée (dominants)

Chez le Cobaye domestique, il existe deux sortes de panachure, réparties chacune séparément, l'une dominante, s'étendant sur la surface générale du corps (*panachure généralisée*), l'autre récessive, localisée à certains emplacements déterminés (*panachure localisée*). L'absence de ces deux types de panachure caractérise le *Cobaye uniforme de coloration*. Nous avons démontré précédemment (PICTET 5) que la relation factorielle reliant les deux types de panachure et l'uniformité de coloration, est une relation dihybride, mettant en action deux paires de facteurs qui sont :

P. facteur de panachure généralisée

p. absence de cette panachure = uniformité de coloration

U. facteur d'uniformité

u. absence d'uniformité = panachure localisée

tout en admettant que u soit un inhibiteur de P, c'est à dire que les Cobayes Pu ne peuvent développer la panachure dominante aux régions localisées. L'existence de cette double paire allélomorphique a été pleinement confirmée par nos expériences; phénotypes et génotypes répondent ainsi aux formules :

4 PpUu, 2 PPUu, 2 PpUU, 1 PPUU = 9 panachés généralisés

2 ppUu, 1 ppUU = 3 uniformes

2 Ppuu, 1 PPuu = 3 panachés localisés porteurs de P

1 ppuu = 1 panaché complètement récessif.

Les panachés généralisés bidominants portent P et U, en sorte que les localisés, qui sont Pu, sont récessifs par rapport à eux en ce qui concerne le facteur U; les uniformes, qui sont pU, sont récessifs par rapport aux bidominants en ce qui concerne le facteur P. Panachés localisés et uniformes sont ensemble récessifs par rapport aux généralisés.

Cela revient à dire que, théoriquement, les panachés généralisés peuvent engendrer des localisés et des uniformes, mais que l'inverse n'est pas possible.

Or, dans nos élevages, nous avons relevé les chiffres suivants:

Séries:

A. Uniformes \times panachés localisés ont donné 12 panachés généralisés

B. " " " " " 31 " "

C. " " " " " 26 " "

Voici un nouveau cas qui semblerait constituer une anomalie mendélienne. Il est pourtant facile de démontrer que cette anomalie est purement apparente et que, dans le cas présent, la production du bidominant par l'union des deux autres récessifs dans une combinaison dihybride, est le résultat normal de l'union des gènes dans l'hybride et de leur dissociation régulière dans la descendance.

En effet, chacun de ces deux récessifs portent, l'un Pu l'autre pU en sorte qu'ensemble ils peuvent reconstituer par l'union normale de leurs gamètes un organisme PpUu, qui est un panaché généralisé bidominant.

Plusieurs opérations réalisées par nous précédemment et ayant consisté à unir des uniformes et des panachés localisés ont confirmé l'exactitude de cette production du bidominant par l'union des deux autres récessifs. Voici à titre d'exemple, les résultats de trois de ces opérations:

uniformes \times panachés localisés	panac. génér. PpUu	uniformes ppUu	panac. loc. Ppuu
ppUu \times PPuu	16 (1)	— (0)	15 (1)
ppUU \times Ppuu	21 (1)	21 (1)	— (0)
ppUU \times PPuu	48 (100%)	—	—

Dans chaque cas le bidominant peut être reproduit sous sa forme hétérozygote.

Ainsi la production d'un bidominant par l'union des deux autres récessifs ne constitue pas une infraction à la loi de ségrégation mendélienne, ainsi qu'on aurait pu le croire si la constitution génétique de la panachure ne nous était pas connue, mais est le résultat normal de cette ségrégation qu'elle semble infirmer.

c. Cobayes albinos et noir-feu (récessifs) redonnant ensemble des Cobayes agoutis (dominants)

On sait que l'albinisme est récessif par rapport à la coloration et que la coloration noir-feu est récessive par rapport à l'agouti. Cependant, un albinos uni à un noir-feu peuvent, dans certains cas, redonner des animaux agoutis. Voici en effet les chiffres que nous avons relevés dans nos élevages :

albinos (récessif) × noir-feu (récessif)	agoutis (dominants)	noir-feu
♂ 69 × ♀ 614	8	—
♂ 97 × ♀ 704	5	—
♀ 130 × ♂ 119	17	—
♀ 135 × ♂ 39	26	—
♀ 151 × ♂ 134	1	—
♀ 192 × ♂ 209	5	—
♂ 297 × ♀ 704	3	—
	65	—

alors que c'est 65 noir-feu qui étaient attendus.

La loi de ségrégation mendélienne se trouve-t-elle en défaut ? Cela semblerait être le cas ; normalement, ces résultats ne peuvent être que ceux d'un croisement M^yC agouti × cc noir-feu et non ceux d'un albinos par un noir-feu. Et comme les noir-feu ne sont pas porteurs d'agouti puisqu'ils ont du noir et qu'aucun agouti vrai n'est intervenu dans le croisement, il faut admettre que ce sont les albinos qui répondent à la formule M^yC . Et c'est effectivement le cas, ainsi que nous l'avons précédemment démontré (PICTET et FERRERO 6). On

sait d'ailleurs par d'autres exemples (CASTLE 1) que les albinos portent à l'état latent des facteurs de coloration, non exprimables par eux-mêmes, mais pouvant manifester leur action dans certaines conditions, par exemple dans un croisement avec un individu porteur de coloration non-agouti.

Cependant, la plupart des albinos sont de vrais récessifs ne reproduisant jamais d'agouti. Qu'elle est l'origine de la différence entre les deux sortes d'albinos? Comparons-en l'ascendance:

I. *Ascendance des albinos porteurs d'agouti.*

Génération P

♂ 12 agouti contrôlé M^y × ♀ 258 albinos contrôlée pure

F₁ 100% agoutis (62 indiv.) : 0 albinos

F₂ 75% „ (157 „) : 25% „ (52 indiv.).

Parmi ces 52 albinos se trouvent les nos. 69, 97, 130, 135, 151, 192 et 297 du croisement P, qui sont porteurs du facteur M^y.

II. *Ascendance d'albinos purs:*

Génération P

17 noir-feu cc × 17 albinos contrôlés purs

F₁ 100% noir-feu (218 indiv.) : 0 albinos

F₂ 75% noir-feu (69 indiv.) : 25% albinos (21 indiv.).

Ces 21 albinos sont purs; 9 d'entre eux ont été contrôlés comme tels.

Nous voyons ainsi qu'il existe deux sortes de phénotypes albinos:

I. ceux provenant d'un ancêtre agouti et qui portent M^yC

II. „ „ „ „ non-agouti et qui sont récessifs pour M^y.

Les albinos II sont normalement récessifs par rapport à l'agouti. On serait tenté de croire, par analogie, que les albinos I le seraient également, ce qui, dans le cas présent, autorise l'illusion qu'en reproduisant des agoutis dominants, cela constitue une infraction mendélienne. Mais, connaissant leur formule, on se rend à l'évidence que ce cas est parfaitement conforme à la loi de disjonction.

RÉSUMÉ DU CHAPITRE III

a. Des Cobayes feu-blanc, dans le pelage desquels aucune trace d'agouti n'a été observée, unis à d'autres Cobayes bicolores sembla-

bles ou tricolores noir-feu-blanc, ont reproduit des animaux agoutis. Les colorations noir, noir-feu, feu-blanc étant récessives par rapport à l'agouti, il semble que ce cas soit contraire à la loi de ségrégation mendélienne. Il est démontré que les dits Cobayes feu-blanc sont porteurs d'agouti latent, mais que celui-ci est masqué par l'extension de la panachure poussée à un degré extrême; ils sont en réalité porteurs de Mv non exprimé extérieurement, mais pouvant manifester son action dans des croisements avec des noir-feu-blanc ou des feu-blanc. Ces Cobayes feu-blanc porteurs d'agouti sont donc phénotypiquement dominants, en sorte que le fait qu'ils ont engendré des agoutis est absolument normal.

Il est établi en outre que le caractère bicolore feu-blanc est mendélien, apparaissant dans les lignées dans la proportion de 3 noir-feu-blanc : 1 feu-blanc.

b. L'uniformité de coloration, ainsi que la panachure localisée sont l'une et l'autre, des récessifs par rapport à la panachure généralisée sur tout le corps du Cobaye. Le fait que des uniformes et des panachés localisés, récessifs, ont donné ensemble des panachés généralisés dominants, pourrait être interprété comme étant une anomalie mendélienne. Il est démontré que cette anomalie n'est qu'apparente et que la production du bidominant par l'union des deux autres récessifs est le résultat normal de la combinaison des gènes dans cette union.

c. L'albinisme et la coloration noir-feu sont, l'un et l'autre, des récessifs par rapport à la coloration agouti. L'union de Cobayes albinos et de Cobayes noir-feu ayant reproduit des agoutis dominants semble être en contradiction avec la loi de MENDEL. Il est expliqué comment certains albinos phénotypiques peuvent être porteurs d'un facteur dominant de coloration pouvant s'exprimer dans certaines conditions. C'est ce qui s'est présenté dans le cas présent et l'une de ces conditions étant réalisée, la production du dominant agouti par l'union d'un albinos et d'un noir-feu s'avère comme parfaitement normale.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1. CASTLE, W. E. *Heredity of Coat Characters in Guinea-Pigs and Rabbits*. Contr. Zool. Harvard publ. Carnegie Inst. 23, 1—78, 6 pl., 1905.

2. CUÉNOT, L. Sur quelques anomalies apparentes des proportions mendéliennes. Arch. zool. expér. 1908. — Hérité de la pigmentation chez les Souris, *ibid*, 1903.
3. GATES, W. H. A case of non disjunction of an autosome in Mammals. Anat. Record, XXXI, 341—342, 1925.
4. GUYÉNOT, E. et PICTET, ARNOLD. Une apparente anomalie mendélienne chez le Cobaye; récessifs donnant des dominants. C. R. Soc. Biologie LXXXIX, 1986—88, 1923.
5. PICTET, ARNOLD. Panachure dominante et panachure récessive localisées séparément chez le Cobaye domestique. Zeit. ind. Abst. Vererbungslehre, LIX, 153—189, 1931.
6. PICTET, ARNOLD et FERRERO, A. Recherches sur l'hérédité de Cobayes albinos porteurs d'un facteur de coloration. C. R. Soc. phys. Hist. nat. Genève, 40. 147—150, 1923.
7. PICTET, ARNOLD et FERRERO, A. Recherches sur la constitution génétique du Cobaye à rosettes, Zeit. ind. Abst. Vererbungslehre, LII, 236—286, 5 pl., 1929.

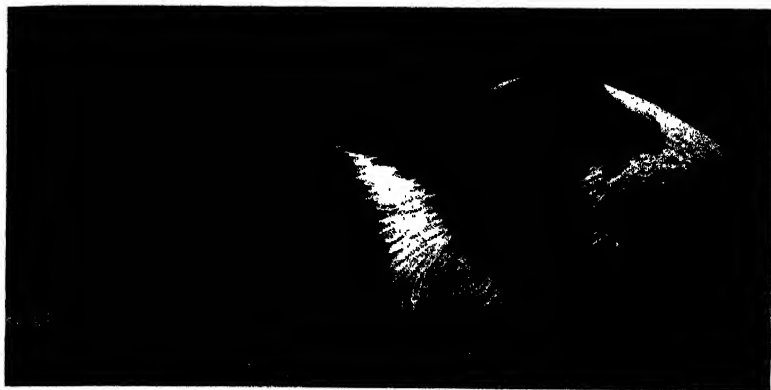


Fig. 1. Cobaye à poils lisses, rg.



Fig. 2. Type de Cobaye à rosettes localisées, Rg.



Fig. 3. Type de Cobaye à rosettes localisées, Rg.

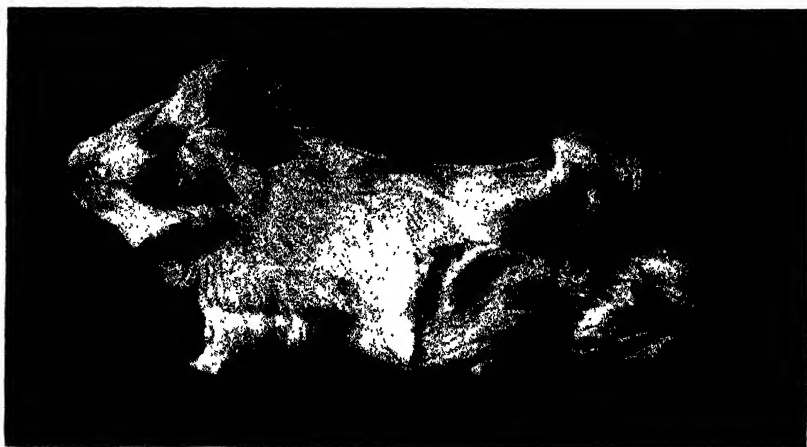


Fig. 4. Type de Cobaye à rosettes localisées, Rg.



Fig. 5. Type de Cobaye à crête, Rg.

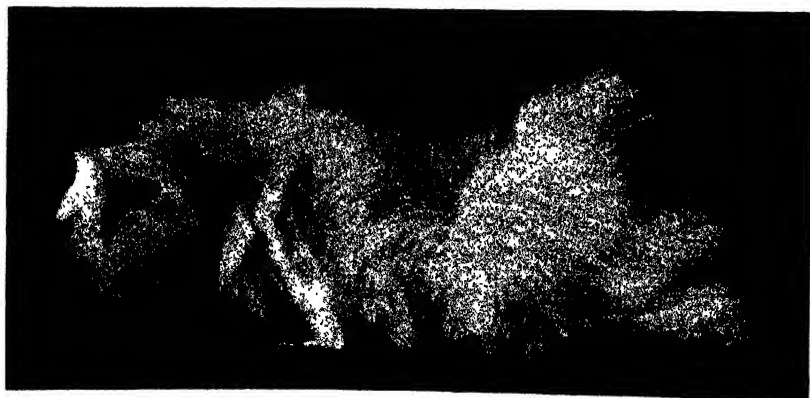


Fig. 6. Type de Cobaye à rosettes généralisées, RG.

UNTERSUCHUNGEN ÜBER MUTATION BEI TABAK

I. ENTSTEHUNGSWEISE UND WESEN KÜNSTLICH ERZEUGTER GEN-MUTANTEN

von

D. TOLLENAAR

Klaten, Java

(Manuskript eingegangen am 13. Dezember 1933)

Mit 8 Abbildungen

EINLEITUNG	112
§ 1. Die bestrahlte homozygote „Kanari“-Rasse	112
§ 2. Die verschiedenen Mutationsarten nach der X-Bestrahlung	113
§ 3. Das erste Auftreten aller künstlichen Mutanten als eine ein- zige heterozygote Pflanze	115
§ 4. Sekundäre Mutation (Nachwirkung) in der F_2 - und in den folgenden Generationen	118
TYPISCHE BEISPIELE DER PRIMÄREN GEN-MUTANTEN	120
§ 1. Verschiedene Arten von Gen-Mutanten	120
§ 2. Einfache monofaktorielle Mutation.	122
§ 3. Sterilität der homozygoten mutanten Form	124
§ 4. Die homozygote Form entsteht nicht	126
§ 5. Zahlenmässige Abweichungen der einfachen Mendelspaltung	128
§ 6. Rück-Gen-Mutation	130
SEKUNDÄRE MUTATION.	134
§ 1. Sekundäre Mutation ist ausgelöste Prä-Mutation	134
§ 2. Analogie mit der spontanen Mutation	135
§ 3. Einige Beispiele sekundärer Gen-Mutanten	138
ZUSAMMENFASSUNG	141
LITERATURVERZEICHNIS	143
FIGUREN 1—8	145

EINLEITUNG

Seit 1929 habe ich an der Versuchsstation für Vorstenlandschen Tabak in Klaten eingehende Untersuchungen über die Entstehung neuer Tabaklinien durch Mutation mittels Röntgen-Bestrahlung angestellt; hierzu wurde ich durch die Untersuchungen MÜLLERS bei *Drosophila* (16., 17) angeregt, hoffend, auf diese Weise eventuell neue, für die Praxis wertvolle Tabaklinien zu erhalten.

Als sich schon bei der ersten Bestrahlung herausstellte, dass die von uns angewandte Bestrahlungsweise und Strahlungs-Intensität eine genügende Zahl von Mutationen hervorrief und nicht zu viele und zu verwickelte erbliche Veränderungen stattfinden liess, haben wir uns um die Bestrahlung nicht weiter gekümmert, sondern unser ganzes Interesse auf die Erbliehkeitsverhältnisse gerichtet, um zu sehen, ob und auf welchem Wege es möglich sein würde, zu konstanten Linien zu gelangen.

An dieser Stelle werde ich nicht auf die praktischen Ergebnisse eingehen, sondern mich darauf beschränken, einige, auch theoretisch interessante Resultate mitzuteilen; unter dem grossen Versuchsmaterial, das mir nach 8 Generationen von mehr als 100 genetisch verfolgten Mutanten zur Verfügung steht, nehme ich nur eine kleine Auswahl vor: — es sind typische Beispiele, die als Muster für die verschiedenen Arten künstlich erzeugter Mutationen gelten können. Gelegentlich weise ich dann auch auf analoge spontane Tabakmutationen hin.

§ 1. Die bestrahlte homozygote „Kanari“-Tabakrasse

Die für unsere Untersuchungen mit Röntgenbestrahlung verwendete Linie (Fig. 1) entstammt der lokalen Kanari-Rasse, welche schon seit ungefähr 30 Jahren in den Vorstenlanden durch Selbstung vermehrt wird. Diese Rasse ist, wie durch eingehende Untersuchungen von D'ANGREMOND, COOLHAAS, JENSEN, LODEWIJKS und Verfasser ¹⁾ festgestellt wurde, in allen Eigenschaften homozygot. Diese zu diesem Versuch verwendete Linie wurde seit vielen Jahren vor der Bestrahlung jährlich zweimal in Tausenden von Exemplaren als Ver-

¹⁾ Literatur-Zusammenfassung in „Principles and results of recent tobacco-breeding in the Vorstenlanden“ (23).

gleichsobjekt neben den Parzellen mit Kreuzungsnachkommenschaft angebaut. Niemals wurde auch nur eine einzige Mutation darin beobachtet. Auch in den Jahren nach der Bestrahlung wurden neben den Nachkommen der Röntgen-bestrahlten, die unbestrahlten geselbsten Pflanzen der gleichen Linie gezüchtet, ohne darin auch nur einmal eine sichtbare Mutation wahrnehmen zu können.

Es ist nützlich, sich diese grosse Konstanz immer wieder vor Augen zu halten, weil das regelmässige Auftreten von Mutationen in der bestrahlten Nachkommenschaft eine dermassen gewöhnliche Sache ist, dass man leicht vergisst, wie aussichtslos damals die Selektion innerhalb der Kanari-Linien war.

§ 2. Die verschiedenen Mutationsarten nach der X-Bestrahlung

Einige blühende Kanari-Pflanzen wurden während 10 Minuten auf 35 cm Abstand mit 50 KV und 3 mA bestrahlt ¹⁾; an diesen Pflanzen gab es alle Stadien von kleinsten, eben differenzierten Blütenknospen bis eben verblühten Blumen. Die Nachkommen dieser durch Selbstung erhaltenen, bestrahlten Infloreszenzen werde ich weiterhin als F_1 bezeichnen.

Im weiteren werden wir unter Mutation eine plötzliche Änderung der erblichen Eigenschaften verstehen, welche nicht auf neuer Kombination durch Kreuzung beruht und nicht durch „crossing-over“ verursacht wird. Durch das Arbeiten mit einer homozygoten Rasse sind die beiden letzten Möglichkeiten der Entstehung von erblichen Neuheiten von vornherein ausgeschlossen („Crossing-over“ haben wir überhaupt noch niemals bei Vorstenlandentabak wahrgenommen, auch ist mir keine einzige Angabe aus der auf Tabak Bezug habenden Literatur bekannt).

Das einzige, was wir zu tun hatten, um über Mutation oder Modifikation zu entscheiden, war also mittels der Nachkommenbeurteilung zu bestimmen, ob eine bestimmte Erblichkeit der neu gefundenen Eigenschaften vorlag.

Beim Studium dieser Mutanten begegneten wir drei Hauptgruppen von erblichen Veränderungen: Genmutanten, Chromosommutanten und Plasmamutanten.

¹⁾ Auch Bestrahlung in der Dauer von 5 und 17 1/4 Minuten war effektiv; ähnliche Resultate erhielt ich mit der EK-Tabaklinie.

Bei den Faktor oder Gen(Locus)-Mutanten mendeln die neuen Eigenschaften mit den alten, was sich durch Spaltung in eine Anzahl diskontinuierlich von einander verschiedener Formen äussert, ohne dass Änderungen in der Chromosomengarnitur der neuen Formen festgestellt werden konnten.

Diese Mutationsart war bei unseren Mutanten bei weitem am häufigsten und nur diese Mutanten-Gruppe werde ich hier besprechen. Der Habitus der Faktormutanten war wohl sehr verschieden, jedoch insofern normal, als keine Verkrüppelung oder sonstige Organmissbildung auftrat.

Die Chromosom-Mutanten zeigen sichtbare Änderungen in der Chromosomengarnitur. Obwohl verschiedene Arten von Chromosommutanten aufgefunden wurden, worüber ich in einer weiteren Mitteilung berichten werde, war ihr Auftreten unter unseren Verhältnissen viel beschränkter als das Auftreten von Faktormutanten.

Ich schicke bereits hier die Bemerkung voraus, dass sich zwischen Faktor- und Chromosomenmutant hinsichtlich ihres Habitus und ihres genetischen Verhaltens in den Nachkommen oft grosse Übereinstimmung zeigte. In vielen Fällen wird eine Scheidung zwischen diesen beiden Gruppen recht künstlich und nur dadurch bedingt sein, dass die zytologischen Differenzierungsmethoden beschränkt sind und unser Wahrnehmungsvermögen nicht fein genug ist. Die Abtötung oder Veränderung eines grossen Teils eines Chromosoms werden wir z.B. noch konstatieren können, eine kleine Locus-Veränderung dagegen ist nicht mehr wahrnehmbar. Tiefer eingreifende Änderungen der Chromosomengarnitur können aber zu verwickelteren Spaltungen, zu Abnormalitäten und eher zum Rückgang der Fertilität führen, als bei einer nur stellenweisen Locus-Änderung der Chromosomen zu erwarten ist.

In zwei Nachkommenserien traten Formen auf, die sowohl äusserlich wie genetisch den Plasma-Mutanten, wie sie u.a. von STEIN (20) und STUBBE (21) bei *Antirrhinum* beschrieben wurden, ähnlich waren. Es handelte sich dabei um Organmissbildungen, meist stellenweisen Chlorophyllveränderungen, Krüppelpflanzen, u. dgl. Genetisch traten dabei keine bestimmten, diskontinuierlich vor einander verschiedenen Formen auf, während von Zeit zu Zeit auch in den nachfolgenden Generationen ohne wahrnehmbare Regelmässigkeit jene Formen völlig verschwanden, um in späteren Generatio-

nen wieder aufzutreten. Es zeigte sich das Bild einer Erbllichkeit, wie es STUBBE für die Plasmamutanten, die er „Varianten“ nennt, ausgezeigt hat, indem er sagt: „Die Varianten zeigen nur eine sehr lose Erbllichkeit“ (Seite 50, l.c.).

Gegenüber den weit über 1000 erhaltenen Faktor- und Chromosommutanten treten die zwei Plasmamutanten in den Hintergrund.

§ 3. *Das erste Auftreten aller künstlichen Mutanten in der F_1 als einzige heterozygote Pflanze*

Alle erhaltenen künstlichen Mutationen sind ohne Ausnahme als eine einzige Pflanze in der F_1 aufgetreten, während Knospenmutation niemals wahrgenommen wurde. Es hat bei uns also jedesmal nur eine Geschlechtszelle in bestimmter Richtung mutiert, was auch damit übereinstimmt, dass die neue Form zum ersten Male ohne Ausnahme als Bastard auftrat, dass also dabei immer die alte *typica*-Form, die Kanari, in der F_2 abgespalten wurde. Um einen Einblick über die Häufigkeit der durch Röntgenbestrahlung erzeugten Mutation zu heben, erwähne ich, dass in den F_1 -Nachkommen einer bestrahlten Pflanze bei 12276 Pflanzen 915 sichtbare Mutanten angetroffen wurden. Es muss dabei bemerkt werden, dass nur von rund 100 Exemplaren dieser sichtbaren Aberranten die Erbllichkeit durch Nachkommenbeurteilung, d.h. sichere Mutation, festgestellt und von den übrigen das Gleiche angenommen wurde. Es zeigte sich aber, dass bei den rund 100 Pflanzen, bei denen wir die erbliche Veränderung erwarteten, dies auch wirklich zutraf, worüber man sich schliesslich nicht zu wundern braucht, denn wer seit vielen Jahren mit einer konstanten homoyzgoten Rasse gearbeitet hat, hat erfahrungsgemäss zwischen Modifikationen (infolge Krankheiten, usw.) und Abweichungen erblicher Art unterscheiden gelernt.

Wie zu erwarten war, zeigte sich aber, dass sich unter den *typica*-(Kanari) aussehenden Pflanzen in der F_1 noch rezessive Mutanten befanden. Von 72 *typica*-Pflanzen, von denen eine F_2 gezüchtet wurde, spalteten 3 verschiedene, weiter rein züchtende, neue Formen ab¹⁾.

¹⁾ Man könnte hier theoretisch noch an Knospenmutation, welche man wegen Rezessivität der äusseren Merkmale nicht zu sehen bekommt, denken. Es besteht aber kein wesentlicher Unterschied zwischen rezessiv und dominant, sodass es unlogisch ist, ein anderes Verhalten für das Entstehen rezessiver Mutationen anzunehmen.

Als homozygote, sichtbar dominante, intermediäre und rezessive Mutanten traten daher in der F_1 rund 11% auf, während sich in den unbestrahlten Nachkommen der *typica* keine einzige Mutante befand. Wir müssen aber darauf hinweisen, dass die Mutationen in den Geschlechtszellen der bestrahlten Pflanzen zu einem bedeutend höheren Prozentsatz stattgefunden haben werden. Ich nenne nur 3 Mutantenarten, welche wir auf diese Weise nicht aufdecken, und zwar: äusserlich nicht erkennbare erbliche Abweichungen ¹⁾, weiter nur heterozygotisch lebensfähige rezessive und schliesslich gametische Letal-Mutanten. Die meisten unserer dominanten Mutanten zeigten sich nur in heterozygotem Zustand lebensfähig, daher dürfte es wohl auch homozygot-lebensunfähige rezessive Mutanten geben, welche wir dann aber äusserlich niemals von der *typica* unterscheiden werden. Ich habe weiter deutliche Beispiele von gametisch-letal und gametisch-semi-letal Mutationen erhalten; so zeigten sich Fälle, wo die Mutation Letalität des Pollens (nicht der Eizellen) hervorrief. Wäre eine solche Mutation zum ersten Male in dem Pollen aufgetreten, so hätten wir das niemals in der F_1 erfahren.

Dieser Hinweis geschieht nicht nur, um anzugeben, dass der Mutationsprozentsatz der Geschlechtszellen bestimmt höher als 11% gewesen ist, sondern dass auch jene beiden ersten Formen nicht erkennbarer Mutanten (die homozygot nicht-sichtbaren, und die rezessiven, homozygot nicht-lebensfähigen) für die Praxis der Veredlung von Bedeutung sind. Wenn wir nämlich diese Formen erhalten können, ohne sie bald zu erkennen, besteht — speziell bei Qualitätsgewächsen wie Tabak — die Gefahr, dass wir sie weiterzüchten, ohne es rechtzeitig zu bemerken (die innere, z.B. chemisch bedingte Qualität kann dabei herabgesetzt sein).

Wie schon aus dem Gesagten hervorgeht, entstanden rezessive, dominante und auch intermediäre Mutanten. Es besteht auch wohl kein scharfer und prinzipieller Unterschied zwischen dominanten und rezessiven Merkmalen. Erstens wird die Grenze zwischen rezessiv und intermediär auch durch die Genauigkeit und die Verschiedenartigkeit unserer Unterscheidungsmethoden bestimmt und zweitens ist die eventuelle Dominanz eines Merkmales

¹⁾ Es sind uns solche, z.B. nur chemisch gut von einander zu unterscheidende, erblich verschiedene Tabaklinien bekannt (S. COOLHAAS (5)).

u.a. auch abhängig von dem Rest der genetischen Zusammenstellung. Zwei solcher Beispiele, denen ich während der Mutationsforschung begegnete, können dies nochmals illustrieren.

Das eine betrifft die im nachfolgenden Kapitel behandelte *elliptica*-Mutation, eine durch besondere Schmalblättrigkeit sich auszeichnende Form (Fig. 3). In der F_2 der *elliptica* \times *typica* war es aber auf dem Versuchsfelde völlig unmöglich, die homozygoten *typica*-Pflanzen von den heterozygoten *semi-elliptica* — wie aus der Nachkommenprüfung hervorging — zu unterscheiden. Bei Beurteilung des fermentierten Tabaks eines Feldversuches mit je 8 Parzellen, worin die *typica* mit der *elliptica* \times *typica* F_1 (*semi-elliptica*) hinsichtlich ihrer Qualität, Tabakfarbe und Brennbarkeit verglichen wurde, erhielten wir jedoch das folgende Resultat:

TABELLE I

	<i>typica</i>	<i>semi-elliptica</i>
<i>Prozent erste Qualität:</i>		
Fussblatt	41,8	29,7
Mittelblatt	32,7	19,8
<i>Prozent dunkle Farben</i>		
Fussblatt	21,9	32,2
Mittelblatt	38,5	55,3
<i>Brenndauer in Sek.</i>		
Fussblatt	22,8	23,2
Mittelblatt	21,7	25,2

Die Unterschiede in Qualität und Farbe des fermentierten Blattes sind erwiesen vorhanden; hier zeigt sich, wie die Rezessivität verschwinden kann, wenn nur feinere Merkmale in Betracht gezogen werden.

Schon WHITE (27, Seite 35) hat bei seinem genetischen Studium von drei Blüten-Mutationen bei Tabak darauf hingewiesen, „that dominance and recessiveness are not in any way attributes of the factor or „character“ in itself, but are the result of the factor expres-

sion plus the modifying influence of the environment, whether genotypical or external."

Davon erhielten wir ein schönes Beispiel bei einer künstlichen Mutation, der *lancifolia-catacorolla*, welche in zwei mendelnden Eigenschaften mutiert war.

Die *catacorolla*-Eigenschaft war eine einfache monofaktorielle Mutation, welche Doppelblütigkeit und u.a. Blattprolifikationen hervorrief, wie sie zum ersten Mal als spontane Mutante von LODEWIJKS (15) genetisch studiert wurden. Die *lanficolia*-Mutation war eine monosome Mutation vom Typus: $2n - 1$ (wir werden diese Chromosom-Mutante in der zweiten Mitteilung ausführlich behandeln). Diese *lancifolia* spaltete bei Selbstung immer in die *typica* (24_{II}) und die *lancifolia* ($23_{II} + 1_1$) auf. Wenn heterozygote Doppelblütigkeit (*semi-catacorolla*) mit den 24_{II} -Chromosomen zusammentraf, so waren z.B. die Merkmale der *catacorolla* an kleinen Blattprolifikationen zu sehen (intermediär); traf die gleiche Heterozygotie mit den ($23_{II} + 1_1$) Chromosomen zusammen, so waren die *catacorolla*-Merkmale völlig rezessiv. Ob man eine Eigenschaft als intermediär oder rezessiv mutiert auffasst, hängt also u.a. von der übrigen Chromosomengarnitur (genotypische Zusammenstellung) ab. Zwischen rezessiven, intermediären und dominanten Mutanten besteht also oft kein wesentlicher Unterschied.

§ 4. Sekundäre Mutation (Nachwirkung) in der F_2 - und in den folgenden Generationen

Wenn in genügender Zahl aufgezogen, traten in fast allen Nachkommen der F_1 -Pflanzen neue Formen auf, welche neue Mutanten darstellten. Diese sekundären Mutanten, so werde ich sie zukünftig bezeichnen, traten sowohl in den Nachkommen der in F_1 aufgespaltenen *typica*, als auch in denen der primären Mutanten auf. Da jede neue Form dabei wieder nur einmal vertreten war, konnte es sich nicht um Aufspaltung einer etwa in der F_1 -Generation schon anwesenden, aber nicht zutage getretenen rezessiven Eigenschaft handeln. Das zeigte sich auch in der nachfolgenden Generation, wo sich die neu aufgetretene Form immer als ein dominanter oder intermediärer Bastard erwies. Im Laufe meiner Mutationsuntersuchungen bin ich Hunderten dieser ganz sicheren sekundären Mutation

begegnet. Sie traten sowohl in den Nachkommen der Gen- als auch der Chromosom-Mutanten auf. In den F_2 -Nachkommen der schon erwähnten *lancifolia*-Mutante studierte ich z.B. 21 sekundäre Mutanten, welche unter 2956 Pflanzen und 10 solcher Mutanten, welche unter 4235 in der F_3 vorkamen. Ich bemerke dabei ausdrücklich, dass dies über die Häufigkeit des Auftretens nichts aussagt, da wahrscheinlich bedeutend mehr neue Formen vorkamen, als in den Nachkommen studiert wurden.

Ich konnte feststellen, dass die sekundären Mutationen genau dieselbe Art und Entstehungsweise zeigten wie die primär durch X-Bestrahlung erzeugten Mutationen.

Knospen-Mutanten wurden in den folgenden Generationen wiederum niemals beobachtet, sodass auch hier wieder nur Mutation während der haploiden Phase auftrat (es entstand von jeder Form auch wieder nur eine einzige hybride Mutante). Dies ist aus mehreren Gründen eine sehr bemerkenswerte Tatsache. Erstens wegen des labilen Zustandes, in welchen die Gen-Konstellation für mehrere Generationen durch einmalige Röntgenbestrahlung gebracht wurde, worüber bisher noch nie berichtet wurde (PAULA HERTWIG (13) sagt in einer Literatur-Zusammenstellung, Seite 16, l.c.: „die Nachwirkungstheorie muss jetzt verneint werden“).

Zweitens wegen des nur ausschliesslichen Mutierens des Tabaks während der haploiden Phase.

Nach Besprechung einiger typischer Beispiele werde ich noch auf diese interessante Sachlage zurückkommen. Es muss bemerkt werden, dass die sekundären Mutanten bis in unsere letzte (F_6) Generation entstanden.

Die F_6 , in der noch eine Zählung vorgenommen wurde, erhielten wir dadurch, dass von der F_3 angefangen stets nur die *typica* weiter gezüchtet wurde.

Im Vergleich mit den sichtbaren Mutanten der F_1 ergab sich folgendes Bild:.

TABELLE II

Generation nach Röntgenbestrahlung	Sichtbare, zum ersten Mal auftre- tende Mutanten	Gesamtzahl der Nachkommen
F ₁	915	12276
F ₆	178	14060

Eine derartige Abnahme der Mutationshäufigkeit braucht unter solchen Verhältnissen natürlich noch keine allgemeine Gültigkeit zu haben.

TYPISCHE BEISPIELE DER PRIMÄREN GEN-MUTANTEN

§ 1. *Verschiedene Arten von Gen-Mutanten*

Bei den folgenden Beispielen konnten durch zytologische Untersuchung der P.M.C. keine Abweichungen in der Chromosomenzahl ($n = 24$) oder bei der Reduktionsteilung festgestellt werden. Es handelt sich daher um Gen-Mutationen. In der Mehrzahl der Fälle mutierte dabei nur ein Faktor (ein Gen oder ein Gen-Komplex in einem Chromosom) in einer der beiden zur Zygote zusammentreffenden Geschlechtszellen. Wir fanden also meistens eine monofaktorielle Mutation vor; es zeigte sich eine einfache Mendelspaltung, obwohl sehr oft Modifikationen auftraten, von denen hier typische Beispiele angeführt werden.

Es entstanden auch wohl difaktorielle Mutanten, jedoch viel weniger. Wenn es 10% mutierte lebensfähige Geschlechtszellen gibt, können wir $\pm 1\%$ primäre, difaktorielle Mutanten erwarten. Es ist natürlich auch möglich, dass direkt in einer Geschlechtszelle in zwei Chromosomen Genmutationen stattfinden. Auch können wir in jenem Fall bei Zusammentreffen mit einer monofaktoriell mutierten Geschlechtszelle primäre trifaktorielle Mutanten erwarten, usw. Ich habe auch eine Mutante erhalten, welche trifaktoriell mutiert war. Desgleichen können Chromosom-mutierte mit Gen-mutierten Geschlechtszellen zusammentreffen; auch solche Beispiele haben wir gefunden. Der verwickeltste Fall, welchen ich erhielt, ist die primäre Mutante *chlorina*, welche mindestens aus einer Chromosom- und drei

Gen-Mutationen zusammengesetzt ist. Diese verwickelten Fälle kamen, wie zu erwarten war, nur selten vor; auch habe ich sie noch nicht alle geklärt, doch es ist meine Überzeugung, dass sie auf dieselbe Weise wie zusammengestellte Fälle zu erklären sind. Die Erklärung wird dabei oft deswegen so schwierig, weil verschiedene dieser Faktoren Abweichungen von den einfachen Mendelzahlen geben, z.B. wegen Sterilitätserscheinungen, Letalfaktoren, Rückmutation, u.s.w.. Es braucht jetzt gar nicht mehr zu verwundern, dass GOOD-SPEED (7, 8, 9) bei seinen Tabakmutanten so wenig deutliche Fälle von Genmutanten erhielt. Nicht weniger als $\pm 22\%$ der Pflanzen in seiner F_1 waren deutliche „Varianten“! Wenn wir noch von den vielen, die einfache Spaltung oft störenden Chromosommutanten absehen, muss ein so hoher Prozentsatz an Mutationen zu so verwickelten Mutanten geführt haben, dass (man denke auch an eine wahrscheinlich starke sekundäre Mutation) in der F_2 eine klare Aufspaltung selten zu erwarten war.

Es muss auch die Möglichkeit bestehen, dass zwei mutierte Geschlechtszellen zusammentreffen, bei denen dasselbe homologe Chromosom mutierte. In diesem Falle würde die Mutante in der F_2 keine *typica* abspalten! Eine solche Mutante haben wir noch nicht gefunden, was nicht zu wundern braucht, denn die Wahrscheinlichkeit ihres Entstehens beträgt $1/23$ der difaktoriellen Mutanten, von denen wir nur einige Beispiele erhielten.

Zusammenfassend können wir also sagen, dass man als Grundlage die monofaktorielle Gen-Mutation studieren kann, um daraus alle verwickelteren Fälle abzuleiten.

Die äusserliche Mannigfaltigkeit der verschiedenen Mutanten war sehr gross. Es traten erstens alle Typen der schon als spontane Mutanten bekannten Formen auf: Doppelblütigkeit, wie sie z.B. von LODEWIJKS (15), WHITE (27) und ARISZ (2) beschrieben worden ist. Letzterer hat auch festgestellt, dass ihre Chromosomenzahl normal ist, was auch für die künstlichen *catacorolla*-Mutanten zutrifft. Wir erhielten aber in dieser Doppelblütigkeit eine noch viel grössere erbliche Mannigfaltigkeit als von ARISZ beschrieben wurde und waren z.B. schon daran gewöhnt, dass Doppelblütigkeit immer zusammen mit Blattprolifikationen vorkommt; durch künstliche Mutation erhielten wir aber jetzt auch eine doppelblütige Linie ohne derartige Blattausswüchse (Fig. 2).

Sehr allgemein waren auch die *aurea*-Arten, ewig spaltende Mutanten; 2 spontane Formen wurden damals schon von LODEWIJKS (15) studiert. Es war nicht schwer, in der F_1 der bestrahlten Pflanzen 20 erblich verschiedene Formen aufzufinden. Drei wurden von mir (22, 23) genetisch studiert: die *aurea-nana*, *aurea-alta* und *aurea-humilis*; sie zeigten dieselben Eigentümlichkeiten wie die spontanen. Nur erhielten wir auch hier eine grössere Mannigfaltigkeit von Formen. So stellte sich auch heraus, dass die Faktoren für *aurea*-Blätter und für kurze Griffel nicht völlig gekoppelt zu sein brauchen; wir erhielten nämlich auch einige *aurea*-Formen mit normalen Griffeln.

Auch die *gigas* („Riesentabak“ oder „Doorschieter“ von LODEWIJKS, „indeterminate growth“ von JONES (14) und ALLARD (1), wurde öfters als künstliche Mutante vorgefunden, auch in einer grösseren Mannigfaltigkeit von Formen (z.B. niemals blühende und sehr spätblühende mit verschiedener Blattform und Blattfarbe). Auch bei all diesen spontanen Mutanten war die Mutante nur monofaktoriell von der *typica* verschieden.

Ausser diesen Typen, welche den spontan bekannten ähnlich sahen, entstand noch eine sehr grosse Zahl aller denkbaren Formen, die noch nicht als spontane Mutanten bekannt waren.

§ 2. Einfache monofaktorielle Mutation

1. Centripetala¹⁾

Spätblühend, dunkle Blattfarbe, im Gegensatz zu *typica* verblüht die Infloreszenz centripetal; es ist die Tendenz vorhanden, eine nur 4-teilige Korolle zu bilden. Diese mutanten Merkmale sind den früheren Eigenschaften gegenüber völlig rezessiv. F_1 war also eine wie *typica* aussehende Pflanze.

¹⁾ Wir gebrauchen folgende Bezeichnungen: P ist die X-bestrahlte Pflanze, F_1 deren Nachkommen (geselbstet), u.s.w. Die neue homozygote, monofaktoriell von *typica* mutierte Form, bekommt einen neuen Namen, z.B. *latifolia*; zeigt sich die heterozygote Form (durch Dominanz), so heisst sie *semi-latifolia*. Falls die homozygote Form letal ist (oder jedenfalls nicht entsteht), erhält die heterozygote Form den Namen *multifolia* statt *semi-multifolia*.

TABELLE III

Nr.	Selbstung	Äusserliche Beschaffenheit der Nachkommen		
		<i>typica</i>	<i>centripetala</i>	sekundäre Mutanten
3832	F_2 F_1 , geselbstet	27	13	1
3266	F_3 <i>typica</i> aus F_2 , geselbstet	57	0	0
3267	dasselbe	57	0	0
3264	<i>centripetala</i> aus F_2 , geselbstet	0	114	0

TABELLE IV. F_1 war eine genau wie *typica* aussehende Pflanze

Nr.	Selbstung oder Bastardierung	Äusserliche Beschaffenheit der Nachkommen		
		<i>typica</i>	<i>elliptica</i>	sekundäre Mutanten
762	F_2 F_1 , geselbstet	738	170	1
1300	F_3 <i>typica</i> , aus F_2 , geselbstet	368	47	0
1304	dasselbe	323	66	0
1306	"	350	75	0
1314	"	319	94	0
1315	"	324	82	0
1298	"	224	0	0
1309	"	224	0	0
1317	"	224	0	0
1428	<i>elliptica</i> aus F_2 , geselbstet	0	407	2
863	F_4 <i>elliptica</i> \times <i>typica</i>	147	0	0

2. *Elliptica*

Eine sehr schmalblättrige, völlig rezessive Mutation (Fig. 3). Wie die nachfolgende Tabelle zeigt, handelt es sich auch hier, wie im vorhergehenden Falle um einfache Mendelspaltung; die etwas zu niedrigen Zahlen für *elliptica* können auf die schwachen Keimpflanzen zurückgeführt werden, wodurch im Jugendstadium mehr Pflanzen zu Grunde gehen, als bei *typica*; die Fertilität war normal.

3. *Latifolia*

Mit einer für Tabak schönen Blattform. Das Verhältnis Breite
.....
Länge der Blätter ist im Mittel $\pm 62\%$ gegenüber dem gleichen Verhältnis bei *typica* von 53% (Fig. 4). Gegenüber *typica* waren die Merkmale dominant; F_1 , — *semi-latifolia* — war also eine Pflanze mit breitem Blatt.

TABELLE V

Nr.	Selbstung	Äusserliche Beschaffenheit der Nachkommen		
		<i>typica</i>	<i>latifolia</i>	sekundäre Mutanten
3879	F_2 F_1 -Pflanze, geselbstet	9	24	0
2837	F_3 <i>typica</i> , geselbstet	133	0	0
2833	<i>latifolia</i> , geselbstet	0	113	0
2836	Dasselbe	0	111	3
2839	"	0	132	1
2840	"	133	388	1

§ 3. Sterilität der homozygoten mutanten Form

Die erste zu behandelnde Abweichung ist die, dass die homozygote Form wohl entsteht, ja auch blüht, bei Selbstung jedoch steril ist.

4. Compacta

Die Blätter sind rundlicher und sitzen dichter aufeinander als es bei *typica* der Fall ist.

Die F_1 ist äusserlich intermediär zwischen *typica* und *compacta*.

TABELLE VI

Nr.	Selbstung oder Bastardierung	Beschaffenheit der Nachkommen			
		<i>typica</i>	<i>semi-compacta</i>	<i>compacta</i>	sekundäre Mutanten
3826	F_2 F_1 -Pflanze, geselbstet	8	14	10	0
3165	F_3 <i>semi-compacta</i> , geselbstet	38	38	5	0
3127	dasselbe	34	43	9	0
3126	"	41	68	16	0
2784	"	37	75	13	3
2780	"	38	52	19	1
	Total	188	276	62	4
3262	<i>compacta</i> \times <i>typica</i>	0	83	0	1
3261	<i>compacta</i> \times <i>typica</i>	0	99	0	3

Die Zahl der *compacta*- und *semi-compacta*-Pflanzen ist als Folge von Sterilitäterscheinungen verhältnismässig zur *typica* reduziert.

5. Gigas-B und Gigas-D

Die *gigas-B*-Mutante sieht den spontanen, von LODEWIJKS, ALLARD und JONES beschriebenen Formen sehr ähnlich. Die als homozygote Form aufzufassende Form kann aber nicht zur Blüte gebracht werden. Nachdem ungefähr 200 Blätter (gegen normal ± 32 bei *typica*) gebildet sind, stirbt die Pflanze ab. Die *semi-gigas-B* hat ungefähr 48 Blätter; in den P.M.C. wurde normale Chromosomenzahl festgestellt.

TABELLE VII

Nr.	Selbstung	Beschaffenheit der Nachkommen			
		<i>typica</i>	<i>semi-gigas</i>	<i>gigas</i>	sekundäre Mutanten
3862	F_2 F_1 -Pflanze	16	22	7	0
3304	F_3 <i>typica</i> aus F_2	57	0	0	0
3305	dasselbe	55	0	0	2
3258	<i>semi-gigas</i>	25	61	25	0
3305	<i>semi-gigas</i>	25	57	22	0

Eine *gigas-D*-Linie gab in der F_2 Homozygoten, die zuletzt Blüten bildeten und bei Selbstung rein weiterzüchteten (Fig. 5). Die Reduktionsteilung der P.M.C. war normal; Chromosomenzahl 24_{II} .

§ 4. Die homozygote Form entsteht nicht

Sehr häufig waren die Fälle, in denen es nicht gelang, aus der in der F_1 aufgetretenen heterozygoten Mutante die homozygote Form rein zu erhalten. Es entstanden hierbei also die auch aus der spontanen Mutation bekannten ewig spaltenden Bastarde („ever-sporting varieties“).

Hierzu gehören z.B. alle erhaltenen *aurea*-Mutanten; ich führe noch die beiden folgenden Beispiele an:

6. Multifolia

Eine mehrblättrige (34—40 Blätter gegen ± 32 bei *typica*) Mutation, daher spätblühend, mit ziemlich kurzen, aber breiten Blättern (die F_1 -Pflanze hatte 39 Blätter).

TABELLE VIII

Nr.	Selbstung und Bastardierung	Beschaffenheit der Nachkommen		
		<i>typica</i>	<i>multifolia</i>	sekundäre Mutanten
3885	F_2 F_1 -Pflanze, geselbstet	26	26	0
2841	F_3 <i>multifolia</i> , geselbstet	79	29	3
2842	dasselbe	48	61	0
2843	„	49	60	0
2844	„	49	62	0
2845	„	45	62	0
2846	„	55	57	0
3097	„	51	56	0
107	F_4 <i>multifolia</i> , geselbstet	38	49	0
30	<i>multifolia</i> \times <i>typica</i>	47	46	0
105	<i>typica</i> , aus F_3 geselbstet	89	0	1
76	F_5 <i>typica</i> \times <i>multifolia</i>	186	72	0

Es gelingt nicht, die *multifolia* rein zu erhalten. Sowohl mit dem Pollen als auch mit den Eizellen geht die dominante Eigenschaft auf die Nachkommen über, doch sind die Spaltungszahlen wechselnd und unregelmässig.

7. Erecta

Eine ziemlich spitzwachsende Pflanze mit mehr und dunkler grün gefärbten Blättern als bei *typica*.

TABELLE IX.

Bei Selbstung zeigten die F_1 -Pflanzen nur 51% Keimfähigkeit

Nr.	Selbstung und Bastardierung	Beschaffenheit der Nachkommen		
		<i>typica</i>	<i>erecta</i>	sekundäre Mutanten
957	F_2 F_1 -Pflanze, geselbstet	27	62	2
	F_3			
1494	<i>erecta</i> , aus F_2 geselbstet	40	74	0
1495	dasselbe	50	72	1
1496	"	41	73	0
1497	"	40	74	2
1499	"	68	61	0
1500	"	56	68	1
1501	"	36	79	0
1490	<i>typica</i> , aus F_2 geselbstet	181	0	0
1491	dasselbe	121	0	0
	F_4			
75	<i>typica</i> \times <i>erecta</i>	188	67	0

Auch hier züchtet die *typica* rein weiter; die *erecta* spaltet bei wechselnden Zahlenverhältnissen immer in *erecta* und *typica* auf.

§ 5. Zahlenmässige Abweichungen der einfachen Mendelspaltung

8. Maculata

Die homozygote *maculata* war eine kleine, schmalblättrige, langsam wachsende Pflanze, mit kurzem Griffel und kleinen gelben Flecken auf den Blättern. Die *semi-maculata* war intermediär. Das ganze genetische Verhalten glich dem einer einfachen monohybriden Pflanze; bei Aufspaltung bildeten sich jedoch zu wenig *maculata*-Pflanzen.

TABELLE X

Nr.	Selbstung und Bastardierung	Beschaffenheit der Nachkommen			
		<i>typica</i>	<i>semi-maculata</i>	<i>maculata</i>	sekundäre Mutanten
3892	F_2 F_1 -Pflanze, geselbstet	121	151	30	2
2849	F_3 <i>typica</i> aus F_2 , geselbstet	51	0	0	0
3134	dasselbe	51	0	0	0
2850	<i>maculata</i> aus F_2 , geselbstet	0	0	114	0
77	F_4 <i>maculata</i> \times <i>typica</i>	0	118	0	0

9. *Macrophyllum*

Ein Beispiel für abweichende Spaltungszahlen und Nicht-entstehen der homozygoten Form bildet eine als *macrophyllum* bezeichnete breitblättrige Mutante mit horizontal abstehenden und dicht aufeinanderstehenden Blättern (Fig. 6).

TABELLE XI

Nr.	Selbstung und Bastardierung	Beschaffenheit der Nachkommen	
		<i>typica</i>	<i>macrophyllum</i>
3889	F_2 <i>macrophyllum</i> geselbstet	24	7
3091—3093	F_3 3 <i>typica</i> aus F_2 geselbstet	342	0
3087—3089	3 <i>macrophyllum</i> aus F_2 geselbstet	200	116
112	F_4 <i>macrophyllum</i> geselbstet	40	29
112A	<i>macrophyllum</i> \times <i>typica</i>	45	20
120	<i>typica</i> \times <i>macrophyllum</i>	76	11

Aus den letzten beiden Rückkreuzungen mit *typica* sehen wir, dass der befruchtende Pollen die *macrophyllum*-Eigenschaft statt in 50 nur in $\pm 12\%$ enthielt, während die befruchtenden Eizellen nur in $\pm 33\%$ die *macrophyllum*-Eigenschaft besaßen. Auf diese Weise konnte man bei Selbstung 61% *typica* und 39% *macrophyllum* erwarten (wenn, wie das hier der Fall ist, die neue Form homozygot nicht lebensfähig ist). Die in der F_3 und F_4 erhaltenen Werte stimmen mit dieser Erwartung gut überein (65%, bzw. 58% *typica*).

Bei vielen dieser Mutanten erhalten wir aber fortwährend sehr wechselnde Zahlenverhältnisse, wie dies z.B. schon aus den Tabellen VIII und IX hervorgeht (*multifolia* und *erecta*); oft aber bekommt man eine noch viel stärkere Variabilität zu sehen.

So erhielt ich von der ewig spaltenden *atroviridis*-Mutante bei Selbstung der F_1 -Pflanze nur $\pm 8\%$ *atroviridis* in den F_2 -Nachkommen (total 241), ja Rückkreuzung dieser gleichen Pflanze mit *typica* lieferte sogar mehr, nämlich 17% *atroviridis*-Pflanzen (unter insgesamt 246 Pflanzen). Eine geselbstete *atroviridis* aus der F_3 gab 57% *atroviridis* (unter total 286 Pflanzen)! Es hat sich auch herausgestellt, dass diese Verhältniszahlen bei der selben Pflanze von Tag zu Tag wechseln und dass äussere Verhältnisse einen grossen Einfluss darauf ausüben können.

§ 6. Rück-Gen-Mutation

Während der Analyse zahlreicher Mutanten erhielt ich unverkennbare Fälle von Rück-Gen-Mutation, d.h. einige Mutanten bildeten immer spontan Rückmutanten. Ich fand sie sowohl bei den spontanen, als auch bei den primären und sekundären Mutanten; sie sollen hier zusammen besprochen werden.

10. Nana („Dwergboom“)

Eine spontane, ungefähr 26 Jahre vorher in der *typica* entstandene Mutation; diese sehr auffallende, homozygote, monofaktoriell mutierte und gedrungene Zwergpflanze wurde schon ausführlich von uns beschrieben (23) und dabei angegeben, wie die *semi-nana* intermediär zwischen *typica* und *nana* war. U.a. war die *semi-nana* wegen der geringen Empfindlichkeit gegen Windschäden eine für die Tabakkultur

geeignete Form, die während einigen Jahren auf verschiedenen Unternehmungen in den Vorstenlanden angebaut wurde.

Einige genetische Spaltungszahlen sind in der folgenden Tabelle enthalten:

TABELLE XII

Nr.	Selbstung oder Bastardierung	Beschaffenheit der Nachkommen			
		<i>typica</i>	<i>semi-nana</i>	<i>nana</i>	sekundäre Mutanten
1928	<i>nana</i> , geselbstet	0	2	100	0
100	<i>nana</i> × <i>typica</i>	11	810	0	2
702	<i>semi-nana</i> , geselbstet	21	60	22	0
545	dasselbe	33	65	30	0
380	„	50	87	58	0
32	„	103	202	103	0
32a	„	72	134	49	1
	<i>semi-nana</i> , geselbstet				
	Total	279	548	262	1
	theoretisch	(272)	(545)	(272)	

Es handelt sich um deutliche monofaktorielle Mutation. Nebenbei stellen wir bei dieser spontanen Mutante das Auftreten sekundärer Mutanten fest! Neu ist, dass die geselbstete *nana* immer 1—2% *semi-nana* rückmutieren lässt (S. Fig. 7), während in der Kreuzung *nana* × *typica* auch 1—2% *typica* entstehen. Der Fall ist so aufzufassen, dass die Geschlechtszellen immer zu ungefähr 1—2% rückmutieren. Auffällig ist, dass immer wieder nur die Geschlechtszellen mutieren, wodurch die Rück-Mutanten als heterozygote Form entstehen. Beim Zusammentreffen einer rückmutierten Eizelle mit einem rückmutierten Pollen wäre es natürlich möglich, dass bei Selbstung von *nana* direkt eine *typica* entsteht. Auf 2500—10000 Pflanzen ist nur eine zu erwarten, was bei unserem beschränkten Material nicht angenommen werden konnte.

Hier zeigt sich, dass die Mutation *typica* \leftrightarrow *nana* eine labile reversible Gen-Veränderung darstellt. Es ist also nicht nötig, dass Faktor-Mutation Vernichtung der Gene bedeutet.

11. *B-chlorina*

In der F_1 der X-bestrahlten *typica* entstand eine Mutante, die ich wegen ihrer gelbgrünen Blattfarbe als *chlorina* bezeichnete; es ist eine verwickeltere Mutation, die aus einer Chromosom- und mehreren Gen-Mutationen besteht. Durch fortgesetzte individuelle Inzucht konnten die verschiedenen Mutationen als verschiedene Linien von einander gesondert werden. Eine konstante Linie, eine monofaktoriell von *typica* verschiedene Gen-Mutation, nannte ich *B-chlorina*.

Diese *B-chlorina* mutierte aber in einem noch höheren Prozentsatz als *nana* zurück und jetzt erhielten wir auch die erwartete *typica* bei Zusammentreffen zweier rückmutierter Geschlechtszellen.

TABELLE XIII

Nr.	Selbstung oder Bastardierung	Beschaffenheit der Nachkommen			
		<i>B-chlorina</i>	<i>semi-B-chlorina</i>	<i>typica</i>	sekundäre Mutanten
40	<i>B-chlorina</i> , geselbstet	286	60	6	3
42	dasselbe	180	36	12	4
44	"	203	22	2	3
46	"	229	31	3	0
48	"	186	33	3	1
	Total	1084	182	26	11
41	<i>B-chlorina</i> \times <i>typica</i>	0	228	10	2
43	dasselbe	0	228	12	3
45	"	0	277	17	7
47	"	0	262	15	6
49	"	0	324	21	5
	Total	0	1319	75	23

Aus der Rückkreuzung mit *typica* können wir eine Rückmutation der Eizellen von $\pm 5\%$ feststellen. Bei einem gleichen Prozentsatz rückmutierter Pollen müssen wir bei Selbstung der *B-chlorina* $2\frac{1}{2}\%$ *typica* und $\pm 10\%$ *semi-B-chlorina* erhalten, während wir $\pm 2\%$ *typica* und rund 14% Bastarde aufwiesen, was mit der gestellten Erwartung ziemlich gut übereinstimmt.

X-Bestrahlung rief also nur labile Gen-Veränderung hervor und Rück-Gen-Mutation trat wieder nur während der generativen Phase auf.

12. Gracilis

In der zweiten Generation der besprochenen Mutation *erecta* entstand eine sekundäre Mutante: die *gracilis*, eine monofaktoriell von *typica* verschiedene Form. Wir konnten die homozygote Form erhalten, doch war die Rück-Gen-Mutation ausserordentlich stark, was aus den nachstehenden Ergebnissen hervorgeht:

TABELLE XIV

Nr.	Selbstung oder Bastardierung	Äusserliche Beschaffenheit der Nachkommen			
		<i>gracilis</i>	<i>semi-gracilis</i>	<i>typica</i>	sekundäre Mutanten
2049	<i>semi-gracilis</i> \times <i>typica</i>	0	23	74	1
2050	<i>gracilis</i> \times <i>typica</i>	0	102	7	0
1489	<i>semi-gracilis</i> , geselbstet	15	47	61	0
845	dasselbe	9	86	143	0
847	"	8	65	97	0
871	<i>gracilis</i> , geselbstet	48	16	1	0
846	<i>gracilis</i> , geselbstet	105	53	4	0

Hieraus berechneten wir den Prozentsatz an Rückmutation der Geschlechtszellen, der sich zwischen 8 und 52% bewegt.

Augenblicklich laufen Versuche, in denen ich Näheres über den äusseren Einfluss auf den Prozentsatz an Rückmutation zu erfahren hoffe.

Besonders auffallend ist es, dass bei einem so labilen Zustand des *gracilis*-Gens dennoch keine einzige vegetative Knospen-Rückmutation während der Geschlechtsphase festgestellt werden konnte.

Bei dem von uns untersuchten Tabak ist die Genkonstellation äusserst unveränderlich, wenn die Chromosomen diploid vorkommen; Mutation während der haploiden Phase ist dagegen ziemlich leicht zu bewirken.

Dies trifft bestimmt nicht für viele andere Gewächse zu ¹⁾, doch ist es darum nicht weniger merkwürdig. Vielleicht bildet die von STADLER (18) gemachte Beobachtung, dass bei *Avena*- und *Triticum*-Arten mit ihren polyploiden Chromosomensätzen die Mutationshäufigkeit mit steigender Chromosomenzahl sinkt, eine Analogie zu der konstanteren Gen-Konstellation bei doppelter Anwesenheit homologer Tabak-Chromosomen.

SEKUNDÄRE MUTATION

§ 1. *Sekundäre Mutation ist ausgelöste Prä-Mutation*

Die im vorigen Kapitel angeführten Beispiele (Tabelle III—XIV) machten uns schon mit der allgemeinen Erscheinung der sekundären Mutation vertraut.

Ich erwähnte bereits, dass sich bei ihrer Bildung genau die gleichen Gesetzmässigkeiten wie bei der direkten primären Mutation durch X-Bestrahlung zeigten, das heisst: nur Mutation während der haploiden Phase; Entstehen einer einzigen Hybride, dominante sowie rezessive Mutation; meistens mono- bisweilen aber auch mehrfaktorielle Mutation. Auch die häufigen Abweichungen der einfachen Mendelspaltungszahlen traten auf, wie diese bei der primären Mutante festgestellt wurden, ebenso Rück-Gen-Mutation (Nr. 12, *erecta*). Der Mutationsprozentsatz der sekundären Mutanten war im allgemeinen geringer als bei den primären, blieb aber bis zu unserer letzten, d.h. der achten Generation, bedeutend. Wir fügen noch hinzu, dass sekundäre Genmutanten in den Nachkommen von primären Chromosommutanten und sekundäre Chromosommutanten in den Nachkommen von primären Genmutanten entstanden.

¹⁾ STADLER (18, 19) erhielt durch X-Bestrahlung von *Hordeum*- und *Zea*-Saat und Keimpflanzen direkt 1 bis 8% Chimaeren. Abweichend von unseren Tabakmutationen, fanden aber nur rezessive Mutationen statt. Wegen Fehlens zytologischer Angaben ist nicht sicher, dass es sich hier um Genmutationen handelt.

Es wäre möglich, dass später nur das primär veränderte Chromosom weiter mutierte. Dass dies aber bestimmt nicht der Fall zu sein braucht, beweisen die sekundären Mutanten in den Nachkommen der in der F_2 abgespalteten *typica*-Pflanzen, welche kein genmutiertes Chromosom enthalten. Wir weisen noch auf Tabelle II hin, wo sogar 4 Generationen hintereinander nur mit *typica* weitergezüchtet wurden und der Mutationsprozentsatz dennoch stets sehr bedeutend blieb.

Es ist also auch nicht nötig, dass das mutierte Chromosom anwesend ist, um die normale Konstellation der anderen Chromosomen zu stören.

Wahrscheinlich ist sekundäres Mutieren nur eine Auslösung schon latent vorhandener, beider Bestrahlung hervorgerufener Veränderungsmöglichkeiten.

Diese Auffassung wird besonders durch einen Fall gestützt, in dem ich eine solche latente Chromosomenveränderung zytologisch feststellen konnte (in der zweiten Mitteilung komme ich ausführlich darauf zurück). Wir können auch sagen:

Die einmalige Bestrahlung hat direkt Prämutationen hervorgerufen, welche erst in den nachfolgenden Generationen zu Mutationen ausgelöst werden (nur während der haploiden Phase).

§ 2. Analogie mit der spontanen Mutation

Seinerzeit (23, Seite 36) stellte ich eine Übersicht über bekannte, ganz sichere spontane Tabakmutanten zusammen, wie sie z.B. von ALLARD, ARISZ, HONING, JONES, KLEBS, LODEWIJKS und WHITE beschrieben worden sind. Es stellte sich, soweit dem nachgegangen werden konnte, heraus, dass alle diese Mutanten zum ersten Male als eine einzige, heterozygote Pflanze ¹⁾ auftraten. In der Mehrzahl der Fälle

¹⁾ Die von HAYES (10, 11, 12) studierte spontane vielblättrige Mutation bei Cuba-Tabak ist in der Literatur mit Unrecht als Beweis für das Mutieren während der vegetativen Periode (u.a. auch in der Monographie von EAST (6)) aufgefasst worden. Diese Mutation ist völlig rezessiv; ein Beweis gegen oder für diese Auffassung war daher nicht möglich. Das Auffinden von 5 homozygoten vielblättrigen Pflanzen konnte doch die Aufspaltung einer einzigen schon in der vorhergehenden Generation anwesenden hybriden und während der generativen Phase entstandenen Mutante darstellen.

war die spontane Mutation monofaktoriell, nur selten bifaktoriell und von *typica* verschieden: es traten sowohl dominante, intermediäre als auch rezessive spontane Mutationen auf. Wir sehen also völlige Übereinstimmung zwischen den spontanen und den von mir erhaltenen künstlichen Gen-Mutanten. Leider wurde damals nicht von allen spontanen Mutanten zytologisch festgestellt, ob es sich nur um Gen-Mutation handelte. Übrigens erstreckt sich die Analogie auch noch auf Einzelheiten. Auch abweichende Zahlenverhältnisse bei der Spaltung kommen vor, so erhielt z.B. ALLARD (1) immer viel zu wenig *gigas* bei Aufspaltung der *semi-gigas*. Die *aurea*-Mutanten bildeten ein Analogon zum Nichtentstehen der homozygoten Form. Desgleichen kam gelegentlich Rück-Gen-Mutation vor (*nana*, Tabelle XII). Wie steht es nun mit der sekundären Mutation bei den spontanen Mutanten?

Die von mir in grösserer Zahl gezüchtete spontane *nana*-Mutante (Tabelle XII) zeigte ebenfalls sekundäres Mutieren. Desgleichen liess eine aus den Vorstenlanden stammende Tabaklinie „E“ in den aufeinanderfolgenden Generationen regelmässig das Entstehen von Mutanten erkennen.

Es ist nun sehr interessant, die Mitteilung LODEWIJKS' über das Auftreten seiner spontanen *aurca*- und *gigas*-Mutanten zu lesen (15, Seite 150—151); er sagt: „Die beiden anderen neu entstandenen *aurea*-Pflanzen zeigten sich im Herbst dieses Jahres und hatten eine verwickeltere Genealogie. Es wurde nämlich in der zweiten Generation einer reinen Rasse — von mir Y₁₀ genannt — eine durch Mutation entstandene Riesensippe aufgefunden, die unten beschrieben werden wird. In der zweiten Generation dieser Sippe, zusammen über 3000 Individuen, fanden sich beide *aurca*-Pflanzen. Auch aus dem Hauptstamme der reinen Rasse kamen *aurea*-Pflanzen hervor.“

Hierdurch zeigt sich aufs neue die grosse Übereinstimmung mit der bei künstlicher Erzeugung von Mutanten auftretenden sekundären Mutation.

Wir wollen uns jetzt noch einmal vorstellen, dass wir die beiden in Tabelle II beschriebenen Kanari-Linien erhielten, ohne von deren vorhergehenden Lebensgeschichte etwas zu wissen, vor allem nicht, dass die eine Linie 5 Generationen vorher mit X-Strahlen behandelt wurde, die andere dagegen nicht. Eine genetische Prüfung würde dann ergeben, dass beide Linien homozygot und einander genetisch

ähnlich waren, nur bildete die eine Linie regelmässig Mutationen, (es wurden z.B. immer *aurea*-Formen gebildet), die andere mutierte jedoch nicht. Wir hätten dann das Beispiel, wie es so oft beim Studium spontaner Mutanten gefunden wird, d.h.:

1. Zwei genetisch ähnliche Linien; die eine befindet sich in einer Mutationsperiode, bei der anderen ist das nicht der Fall (man kann auch sagen: In der einen Linie waren bestimmte Gene oder Chromomere prämutiert, in der anderen nicht).

2. Die Unmöglichkeit, in den während der Entwicklung der letzten Generation vorherrschenden äusserlichen Verhältnissen die Ursache dieses Unterschiedes aufzudecken.

3. Die Häufigkeit des Mutationsprozentsatzes bei der prämutierten Linie ist deutlich von äusseren Einflüssen abhängig, doch gelingt es nicht, eine nicht mutierende Linie auf diese Weise zur Mutation zu bringen.

DE VRIES (24, 25) hat einen grösseren Einfluss auf die Ideen über Mutation ausgeübt; seine weitgehenden Studien über *Oenothera*-Kulturen haben schliesslich auch die damals herrschende Auffassung von der Unveränderlichkeit der homozygoten Arten beseitigt.

Die oben angeführten Eigentümlichkeiten können wir auch in seinen Ergebnissen zurückfinden, z.B. die gruppenweise Artbildung einer in einer Mutationsperiode befindlichen Art. Er unterscheidet dabei zwischen Mutation und Prämutation. Durch in einer früheren Periode verursachte Prämutation entsteht ein für viele Generationen labiler Zustand. DE VRIES stellte sich vor, dass diese Prämutation allmählich entstünde, jetzt wissen wir aber, dass sie auch plötzlich entstehen kann.

Schliesslich hat DE VRIES schon damals (25, Seite 339) mitgeteilt, dass die Mutationsrate (seiner prämutierten Rassen) z.B. von der Düngung und vor der Stelle an der blühenden Sprosse abhängt und wie DE VRIES neuerdings (26) angibt, auch von der Jahreszeit. Die Auslösung des prämutierten Zustandes ist also für äussere Einflüsse empfänglich.

Auch BAUR hat mit seinen ausgedehnten *Antirrhinum*-Versuchen grosse Erfahrungen über spontanes Mutieren gesammelt. Hauptsächlich handelte es sich, ebenso wie bei unseren künstlichen Tabakmutanten, um monofaktorielle Mutationen (rezessiv bis dominant). Die meisten seiner Rassen mutierten sehr stark. BAUR stellte weiters fest,

dass nebeneinander genetisch übrigens ähnliche Rassen bestehen, wobei die eine für bestimmte Eigenschaften prämutiert ist, die andere dagegen nicht. 1924 sagt er (3, Seite 152) z.B.: „Aus einem U-Chromomer entstand in A 254 oder früher ein U_x -Chromomer, das in seiner ganzen entwicklungsmechanischen Wirkungsweise von einem U-Chromomer nicht verschieden ist. Der ganze Unterschied äussert sich vielmehr nur darin, dass ein U_x -Chromomer leichter zu einem u-Chromomer mutiert, als ein U-Chromomer tut. Die Chromomeren, die von diesem Chromomer U_x abstammen, sind von der gleichen Art. Die Labilität ist also eine erbliche Eigenschaft des Chromomers U_x ." U_x ist also als das prämutierte Gen (Chromomer) U aufzufassen. 1930 sagt BAUR (4, pag. 321) noch, dass „ein Chromomer eine Tendenz zu einer ganz bestimmten Mutation haben kann, während dasselbe Chromomer in anderen Sippen der gleichen Art gar nicht mutiert. Z.B. ist die Mutation *Gra* zu *gra* (*graminifolia*) nur in einer bestimmten Familie von *Antirrhinum*, hier aber mehrfach, aufgetreten. Es muss also von dem Chromomer, in dem der Faktor *Gra* lokalisiert ist, quasi zwei „Varietäten“ geben, eine konstante und eine, die mit der Tendenz des Mutierens zu *gra* behaftet ist oder man kann auch sagen, dass bei der einen Sippe des *Gra*-Chromomer gewissermassen „prämutiert“ ist.“

Es ergibt sich also eine völlige Übereinstimmung zwischen den von mir studierten künstlich erzeugten und den spontanen Mutationen; dies gibt uns auch einen tieferen Einblick in die letzteren.

Ich will noch darauf hinweisen, dass bei Bestimmung der Mutationsrate nach Bestrahlung, u.s.w. damit Rechnung zu halten ist, dass es neben leicht auszulösenden, prämutierten Genen nur schwierig zu beeinflussende, nicht prämutierte Gene gibt. Das Arbeiten mit einer prämutierten Linie wird zu ganz anderen Ergebnissen führen können, als es bei Versuchen mit einer nicht prämutierten Linie der Fall ist.

§ 3. Einige Beispiele sekundärer Gen-Mutation

Anschliessend führe ich einige Beispiele sekundärer Mutation an.

13. Nutantifolia

In der F_2 der geselbsteten monosomen *lancifolia* befand sich eine sekundäre Faktor-Mutante, die ich als *nutantifolia* bezeichne. Als homozygote Form hatte sie dunkelgrüne, etwas schmale Blätter mit starker Neigung der Blattspitzen dorsal umzubiegen (Fig. 8). Die Mutante war ziemlich rezessiv und es war nicht immer möglich, die *typica* sicher von der *semi-nutantifolia* zu unterscheiden.

TABELLE XV

Nr.	Selbstung oder Bastardierung	Beschaffenheit der Nachkommen		
		<i>typica</i> und <i>semi-nutantifolia</i>	<i>nutantifolia</i>	sekundäre Mutanten
1241	F_2 F_1 -Pflanze, geselbstet	123	52	1
833	F_3 <i>nutantifolia</i> , geselbstet	0	255	0
1303	F_4 <i>nutantifolia</i> \times <i>typica</i>	120	0	0
1302	<i>typica</i> \times <i>nutantifolia</i>	120	0	0

Also ein deutlicher Fall von monofaktorieller Mutation. Das sekundäre Mutieren geht auch hier weiter.

Als zweites Beispiel kann auf die schon erwähnte *lancifolia-catacarolla*-Mutation hingewiesen werden.

14. Compacta Gigas

Eine sekundäre Faktormutation aus der primären Faktormutante *compacta* (Nr. 4, Tabelle VI) entstand in der F_3 als *semi-compacta semi-gigas*, also eine vielblättrige *semi-compacta*. Diese Pflanze spaltete folgendermassen:

TABELLE XVI

Beschaffenheit der Nachkommen			Frequenz jeder Art	
Symbole ¹⁾	Aussehen	Name	Gefunden	Theoretisch
AABB	normal	<i>typica</i>	40	16
AaBB	vielblättrig	<i>semi-gigas</i>	41	32
aaBB	„Doorschieter“ (indeterm. growth)	<i>gigas</i>	15	16
AABb	rundblättrig	<i>semi-compacta</i>	37	32
AaBb	rund- und vielblättrig	<i>semi-compacta</i> <i>semi-gigas</i>	61	65
aaBb	rundblättrige „Doorschieter“	<i>semi-compacta-gigas</i>	21	32
AAbb	rundblättrig, steril	<i>compacta</i>	24	16
Aabb	rundbl., steril, vielblättr.	<i>compacta semi-gigas</i>	11	32
aabb	rundbl., sterile „Doorschieter“	<i>compacta gigas</i>	7	16

Alle Genenkombinationen mit mehr als 2 Hauptbuchstaben kommen mehr vor als der theoretischen Erwartung entspricht; alle Genenkombinationen mit weniger als 2 Hauptbuchstaben finden sich in zu kleiner Frequenz vor. Oder anders gesagt: es treten zu vielen Kombinationen mit überwiegender Zahl unmutierter Gene auf, was nicht zu befremden braucht, sahen wir doch schon bei *compacta*, dass *typica* über *compacta* überwiegt (Tabelle VI); bei *gigas* ist das auch eine gewöhnliche Erscheinung (siehe z.B. ALLARD).

15. Erecta Rubriflora

Ich habe schon die sekundäre *gracilis*-Mutation aus der *erecta* erwähnt (Nr. 12, Tabelle IV). In einer F₃ dieser *erecta* befand sich eine

¹⁾ A = *typica*-Geschlechtszelle, mutiert zu: a = *gigas*-Geschlechtszelle,
B = *typica*-Geschlechtszelle, mutiert zu: b = *compacta*-Geschlechtszelle.

kleine Pflanze mit schönen dunkelroten Blüten, die folgendermassen spaltete:

(AABB) *typica*, bei Selbstung konstant,

(AaBB) *erecta*, spaltet bei Selbstung in *typica* und *erecta*,

(AABb) rotblütige *typica* (= *rubriflora*) spaltet in *typica* und *rubriflora*,

(AaBb) rotblütige *erecta*, spaltet in den 4 Formen.

Sekundär hatte also in der *erecta* noch die *rubriflora*-Mutation stattgefunden, welche aber homozygot nicht entsteht. Infolge Lebensunfähigkeit der homozygoten Mutationen (alle Kombinationen mit aa und bb entstehen nicht) erhalten wir bei Aufspaltung der Dihybride statt 9 nur 4 verschiedene Formen.

ZUSAMMENFASSUNG

1. Röntgenbestrahlung (10 Min., 50 KV, 3 mA, Abstand 35 cm) von Infloreszenzen der homozygoten „Kanari“-Tabaklinie rief drei Arten erheblicher Veränderungen hervor: am häufigsten waren **F a k t o r** (Gen oder Locus)-**M u t a n t e n**, weiter traten **C h r o m o s o m**-**M u t a n t e n** und auch einige **P l a s m a**-**M u t a n t e n** auf.

2. Die nicht bestrahlten Pflanzen dieser „Kanari“-Linie ergaben unter den gleichen Verhältnissen in den nachfolgenden Generationen keine einzige Mutante. In der F_1 der bestrahlten (P)-Pflanze traten $\pm 11\%$ Mutanten auf, die als Heterozygote oder Homozygote äusserlich von der *typica* verschieden waren.

3. Alle erhaltenen Mutationen entstanden als eine einzige heterozygote Pflanze in der F_1 ; vegetative Mutation wurde niemals wahrgenommen. Die primäre Mutation fand daher nur in der haploiden Phase statt.

4. Es entstanden Mutationen, deren Eigenschaften der *typica* gegenüber sowohl dominant, intermediär als auch rezessiv waren. Monofaktorielle Mutanten waren am häufigsten, bifaktorielle Mutationen kamen viel seltener vor und nur eine trifaktorielle wurde aufgefunden. Wir erhielten auch Kombinationen von Chromosom- und Faktormutanten. Ausser Formen, die spontanen Mutanten analog sind, entstanden eine Menge aller denkbarer Formen, welche noch nicht als spontane Mutanten bekannt waren.

5. Bei den Faktormutanten traten Abweichungen von den normalen Mendelspaltungszahlen auf, die auf allerlei Sterilitätserscheinungen, auf sehr häufige Lebensunfähigkeit der homozygoten Form, auf Rückmutieren zum alten Gen, u.s.w. zurückzuführen sind.

6. Einige Genmutationen waren offenbar so labil, dass in einem Teil der Geschlechtszellen immer wieder Rückmutation auftrat. Dies beweist, dass die durch X-Bestrahlung hervorgerufene Mutation keine Vernichtung zu sein braucht. Sogar in Fällen, wo der Rückmutationsprozentsatz 52% betrug, kam niemals vegetative Mutation vor, die Mutationsmöglichkeit der Gene blieb wieder nur auf die haploide Phase beschränkt.

7. Das Auftreten sekundärer Mutationen in den auf die X-Bestrahlung folgenden Generationen war eine allgemeine Erscheinung, obwohl ihre Mutationsrate kleiner als bei der primären Mutation war. Das sekundäre Mutieren dauerte bis zur letzt gezüchteten Generation (F_8).

8. Das sekundäre Mutieren war wieder auf die Geschlechtsphase beschränkt und zeigte auch weiter genau dieselben Eigentümlichkeiten wie die primäre Mutation. Auch Geschlechtszellen, worin keine primär mutierten Gene vorkamen, liessen sekundäre Mutation erkennen. Unabhängig vom Einfluss schon primär mutierter Chromosome können deshalb Gene oder Chromosome sekundär der Mutation verfallen.

In solchen Chromosomen wird also ein labiler prämutierter Zustand primär induziert sein, der in späteren Geschlechtsphasen ausgelöst wird.

9. Entstehungsweise und Wesen der künstlichen und spontanen Tabakmutanten stimmen in allen Einzelheiten überein. Daher ist es wahrscheinlich, dass das spontane Mutieren bestimmter Linien meistens ein sekundäres Mutieren darstellt; hierbei wurde die Prämutation kürzere oder längere Zeit vorher induziert und daher entzog sich auch die primäre Ursache des Mutierens so oft unserer Beobachtung.

10. Beim Studium äusserer Einflüsse auf die Mutationsrate muss dem Umstand Rechnung getragen werden, dass man verschiedene Ergebnisse erhalten wird, je nachdem, ob mit mehr oder weniger stark prämutierten Linien oder mit übrigens ähnlichen, nicht prämutierten Linien, gearbeitet wird.

LITERATURVERZEICHNIS

1. ALLARD, H. A., Gigantism in *Nicotiana tabacum* and its alternative inheritance, Amer. Naturalist 53: 218—233, 1919.
2. ARISZ, W. H., On the heredity of teratological characters. Double flowered mutants in tobacco, Genetica 9: 39—100, 1927.
3. BAUR, E., Untersuchungen über das Wesen, die Entstehung und die Vererbung von Rassenunterschieden bei *Antirrhinum majus*, Bibliotheca Genetica IV, 1924.
4. BAUR, E., Einführung in die Vererbungslehre, 7—11. Auflage, Berlin 1930.
5. COOLHAAS, C., Erfelijkheid van verschillen in de chemische samenstelling van de bladasch bij uiterlijk identieke tabakslijnen, Verslag van de 11de Vergadering van de Vereeniging van Proefstation-Personeel: 53—59, 1930
6. EAST, F. M., The genetics of the genus *Nicotiana*, Bibliographia Genetica 4: 243—320, 1928.
7. GOODSPEED, T. H., and A. R. OLSON, The production in *Nicotiana*-species by X-ray treatment of sex cells, Proc. Nat. Acad. Science 14: 66—69, 1928.
8. GOODSPEED, T. H., Cytological and other faetures of variant plants produced from X-rayed cells of *Nicotiana tabacum*, Botanical Gazette 87: 563—582, 1929.
9. GOODSPEED, T. H., Die Bedeutung von quantitativen Chromosomveränderungen, Die Naturwissenschaften 19: 476—483, 1931.
10. HAYES, H. K., and E. G. BEINHARDT, Mutation in tobacco, Science 39: 34—35, 1914.
11. HAYES, H. K., and E. G. BEINHARDT, The cytological time of mutation in tobacco, Science 39: 284, 1914.
12. HAYES, H. K., Tobacco mutations, Journal of Heredity 6: 73—78, 1915.
13. HERTWIG, PAULA, Die künstliche Erzeugung von Mutationen und ihre theoretischen und praktischen Auswirkungen, Bericht d. 9. Jahresversammlung d. Deutsch. Ges. f. Vererbwiss.: 6—40, 1932.
14. JONES, D. F., The indeterminate growth factor in tobacco and its effect upon development, Genetics 6: 433—444, 1921.
15. LODEWIJKS, J. A., Erblichkeitsversuche mit Tabak I, Zeitschrift f. induktive Abstammungs- und Vererbungslehre 5: 139—172, 1911.
16. MULLER, H. J., Artificial transmutation of the gene, Science 66: 88—87, 1927.
17. MULLER, H. J., The problem of genic modification, Zeitschrift f. induktive Abstammungs- und Vererbungslehre, Supplementband 1: 234—260, 1928.
18. STADLER, L. J., Some genetic effects of X-rays in plants, Journal of Heredity 21: 3—19, 1930.

19. STADLER, L. J., The experimental modification of heredity in crop plants, *Scientific Agriculture* 51, 1931.
20. STEIN, E., Weitere Mitteilung über die durch Radiumbestrahlung induzierten Gewebe-Entartungen in *Antirrhinum* (Phytocarcinome) und ihr erbliches Verhalten, *Biologisches Zentralblatt* 50: 129—158, 1930
21. STUBBE, H., Untersuchungen über experimentelle Auslösung von Mutationen bei *Antirrhinum majus* I, *Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre* 56: 1—38, 1930.
22. TOLLENAAR, D., Analyse van eenige kunstmatig verwekte mutaties in homozygote Vorstenlandsche Tabakslijnen, *Verslag van de 11de Vergadering van de Vereeniging van Proefstation-Personeel*: 38—48, 1930.
23. TOLLENAAR, D., en H. A. MIDDELBURG, Grondslagen en resultaten der tegenwoordige veredeling bij de Vorstenlandsche Tabak (with english summary), *Mededeeling Proefstation voor Vorstenlandsche Tabak* 63: 1—88, 1930.
24. VRIES, H. DE, *Die Mutationstheorie*, 2 dln, Leipzig 1903.
25. VRIES, H. DE, *Gruppenweise Artbildung*, Berlin 1913.
26. VRIES, H. DE, Über das Auftreten von Mutanten aus *Oenothera Lamarckiana*, *Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre* 52: 121—190, 1929.
27. WHITE, O. E., Studies of teratological phenomena in their relation to evolution and the problems of heredity. I. A study of certain floral abnormalities in *Nicotiana* and their bearing on theories of dominance, *Amer. Journal of Botany* 1: 23—36, 1914.



Foto Thung

Fig. 1. Die „Kanari“, welche als homozygote, nicht mutierende Linie für die Versuche der künstlichen Erzeugung von Mutationen benutzt wurde.



Foto Thung

Fig. 2. Eine doppelblütige *catacorolla*-Mutante mit wenigen lederartigen Blättern ohne Blattprolifikationen. Monofaktorielle, rezessive Mutante.



Foto Thung

Fig. 3. Die sehr schmalblättrige *elliptica*, eine rezessive monofaktorielle Mutation, welche in der F_2 als homozygote, reine Linie erhalten werden konnte.



Foto Thung

Fig. 4. Die breitblättrige — *latifolia*, eine dominante monofaktorielle Mutation, welche in der F_2 als homozygote, reine Linie erhalten werden konnte.



Foto Thung

Fig. 5. Eine uniforme Parzelle der *gigas-1* mit weit über 100 Blättern pro Pflanze. Die *gigas-1* ist eine intermediäre monofaktorielle Mutation, welche in der F_2 als homozygote reine Linie erhalten werden konnte.
Rechts unten: Metaphase I mit 24_{II} Chromosomen (wie bei Kanari).



Foto Thung

Fig. 6. Die breitblättrige *macrophyllum*-Mutante mit horizontal abstehenden Blättern. Eine monofaktorielle Mutante, welche nur als Heterozygote lebensfähig ist und daher immer aufspaltet.



Foto Thung

Fig. 7. Eine Parzelle mit *nana* („Dwergboom“), eine Zwergform mit dicht aufeinanderstehenden Blättern. Eine monofaktorielle, intermediäre Mutante, die immer 1/2% Rückmutanten als Heterozygoten bildet. Man sieht eine solche *semi-nana* zwischen den uniformen *nana*-Pflanzen.



Foto Thung

Fig. 8. Die sekundäre Mutante *nutantifolia* mit schmalen dunkelgrünen Blättern, deren Spitzen die Neigung haben, dorsal umzubiegen. Eine rezessive monofaktorielle, in der F_2 als homozygote reine Linie zu erhalten.

ÜBER EINIGE KREUZUNGEN PERUANISCHER SORTEN VON SOLANUM ANDIGENUM JUZ. ET BUK. MIT RICHTERS JUBEL UND DIE GENETIK VON SCHALENFARBE, KNOL- LENFARBE, FLEISCHFARBE, BLÜTENFARBE UND KNOI- LENFORM BEI DER KARTOFFEL

H. VON RATHLEF, Halle a/S. unter Mitarbeit von H. SIEBENEICK,
Erfurt

(Manuskript eingegangen am 19. März 1934)

Obgleich zu den obigen Problemen schon eine ganze Reihe von Arbeiten aus den letzten Jahren vorliegt, sind doch noch sehr viele Lücken vorhanden, die dringend der Ausfüllung bedürfen. Zurückzuführen ist dies z. T. auf den Umstand, dass die Forscher in fast allen Fällen als Material für ihre Studien die in den meisten Merkmalen heterozygoten und recessiven und zahlreicher, den ursprünglichen Ausgangsformen der europäischen Kartoffeln eigener Gene erman- gelnden Sorten des europäisch-nordamerikanischen Sortiments be- nutzten. Verf. 's genealogisches Studiensortiment mit der Sammlung peruanischer andiner Sorten, die durch Vermittelung des damaligen stud. agr. L. D'ARMERO von Herrn Director S. P. VALLEJO, Huarás u.a. Herren in Peru übermittelt wurden, wofür allen warm gedankt wird, bot die Gelegenheit, diese mit europäischen Sorten zu kreuzen und aus dem F₂ cardsamen 3 Nachkommenschaften auf- zuziehen. Wenn diese Kreuzungsserie auch nicht mit der für rech- nerische Auswertung notwendigen Subtilität beobachtet werden konnte und ihrem Umfange nach nicht für eine solche ausreicht, so geben doch schon die bisherigen einjährigen Feststellungen neben den gelegentlich einiger sommerlicher Besuche gemachten Aufzeich- nungen so zahlreiche Hinweise auf die Beziehungen der verschiede- nerseits festgestellten genetischen Factoren, dass ihre schnellstmög-

liche Veröffentlichung geboten erscheint, trotzdem die Gefahr des einen oder anderen Trugschlusses unter diesen Umständen nicht von der Hand zu weisen ist.

Anzunehmen war, dass die durch Jahrhunderte fortgesetzte Inzucht im europäischen Sortiment zu einer weitgehenden Aufteilung der Genkomplexe geführt haben musste und dass das Genom der peruanischen, dem grössten Genzentrum der kultivierten Kartoffeln, zu welchen auch *S. andigenum* zu rechnen ist, entstammenden Sorten die Gesamtheit der dieser Species eigentümlichen Gene weit vollständiger zur Anschauung bringen müsste. Dies bestätigt sich schon an diesem kleinen mit geringsten Mitteln unternommenen Experiment.

Die Kreuzungen wurden im Sommer 1932 von Herrn SIEBENEICK nach Angaben des Verfassers ausgeführt, die Sämlinge 1933 teils in Erfurt, teils in Heiligenstadt im Eichsfelde herangezogen. Ständige Beobachtung konnte nicht erfolgen, da keiner der Mitarbeiter am Orte lebte. Die Knollenuntersuchung konnte erst im Januar 1934 am aufgehobenen Material vorgenommen werden, doch waren die Umstände der Kellerung sehr günstige gewesen, sodass sich eine ganze Reihe von Feststellungen über Form und Pigmentverteilung machen liessen. KLAPPS Forderung, dass die Pigmentierung der Knollenform am wachsenden Material vorgenommen werden muss, ist mithin nicht erfüllt.

Als Muttersorte, auf die alle Kreuzungen erfolgen sollten, wurde *Jubel* gewählt, weil sie bekanntlich gut Beeren ansetzt und in den meisten Factoren recessiv ist oder recessiv erschien. Als peruanische Vatersorten dienten je eine gelbschalige, eine rotgescheckte mit stark roten Augen und eine ebensolche mit blauem Pigment. Wie das Folgende zeigt, ist die Pigmentierung dem Wesen ihrer Verteilung nach verschieden gewesen. Wie aus der Färbung der Sämlinge zu ersehen, sind alle drei Kreuzungen gelungen.

Die wesentlichsten inbetracht kommenden Merkmale der Perusorten sind die Folgenden.

Nr. 319. Klon aus der Landsorte *Cordorhuarmec*. Originalknolle langwalzlich, vegetativer Nachbau in Halle nahezu rundknollig, gelbschalig, scheinbar mit ebensolchen tiefen Augen, Periderm und oberste Parenchymschicht unpigmentiert, Keime matt rötlich violett an den Knoten mit grünlichen Internodien und roter Knospe. Frucht-

knotenschnitt unpigmentiert. Fleisch weiss-gelblichweiss, Blüten von der merkwürdigen, im peruanischen Sortiment ziemlich verbreiteten schmutzig rosa Färbung, die im europäischen Sortiment fehlt. Jugendliche Triebe schwach pigmentiert — fast rein grün.

Nr. 341. Klon aus der Landsorte *Pucaniña*, Knolle querrund und kantig, rotscheckig, teils mit roten, teils mit intensiv roten Augen etwa KLAPPS (9) Gruppe 9 zuzuteilen. Periderm wie oberste Parenchymschicht an den roten Stellen deutlich rot. Keime weiss mit reichlich rotem Pigment an Knoten und Basis, Augen tief, Fleisch in rohem Zustande weiss, doch schwach gelblich kochend, Geschmack nach einer kleinen Kochprobe vorzüglich — etwa nierenartig. Blüte satt rotviolett, etwa wie Arnika. Fruchtknotenschnitt unpigmentiert, nach einer orientierenden Untersuchung der Biologischen Reichsanstalt scheint dieser Klon krebsfest zu sein. Stengel in der Jugend wenig intensiv, aber an allen Teilen hellbraunviolett angelaufen, im Alter grün.

Nr. 343. Klon aus der scheinbar recht einheitlichen — wol Hacienda-sorte — *San Gregorio*. Knolle rund bis querrund, Schale gelb mit intensiv blauen mitteltiefen Augen und ziemlich grossen blauen Flecken. Periderm und Oberschicht des Parenchyms an den blauen Stellen blauviolett, an den übrigen unpigmentiert. Fruchtknotenschnitt unpigmentiert, Keime kräftig blau, Fleisch gelb, Blüte dunkelblauviolett, in einer Satttheit und Tiefe des Tones, wie er bei europäisch-nordamerikanischen Sorten nicht vorzukommen scheint. Junge Staude mit reichlich blauem Pigment, Stengel das ganze Leben über dunkelviolett, nur jüngste Stengelteile grün mit violetten Knoten.

Alle drei trugen in Halle für europäische Begriffe kleine Knollen, haben sich aber durch die zwei Anbaujahre im schlechten Kartoffelklima von Halle relativ gesund und ertragreich gehalten. Alle drei reifen sehr spät. Nr. 343 hat unter ihnen die grössten Knollen.

Der Vollständigkeit halber sei auch die Beschreibung von *Richters Jubel* hinzugefügt. Knolle oval, mässig abgeplattet, weisschalig mit ebensolchen Augen, mit stumpf und blass rotviolett pigmentierten Keimen, weissem Fleisch und rotvioletter Blüte, deren Zipfelteil in grosser Ausdehnung weiss ist, während die Zipfel der drei Perusorten den gleichen Farbton wie ihr Faltenteil aufweisen, nur sind diese etwas heller und die äussersten Spitzen der Zipfel sind in ganz ge-

ringer Ausdehnung nahezu weiss, was aber neben der übrigen intensiven Pigmentierung kaum zu sehen ist. Die Stengel von Jubel sind die ganze Vegetationsperiode über fast rein grün, Achseln schwach gebräunt. Fruchtknotenschnitt unpigmentiert.

Die Frequenz der Merkmale bei den Nachkommen ergibt — soweit diese zahlenmässig festgestellt werden konnte — Tab. 1.

Was selbst beim flüchtigen Überfliegen dieser Tabelle zuerst auffällt, ist das geringe Hervortreten der Merkmale von Jubel, bes. fast völliges Fehlen von abgeplatteten Knollenformen. Offensichtlich sind die recessiven Merkmale von Jubel fast in allen Eigenschaften durch dominante resp. epistatische der Perusorten ersetzt worden. Die grosse Zahl Factoren, die in diesen letzteren mitwirken, bringt es mit sich, dass sehr grosse Zahlen von Sämlingen nötig wären, um die volle Variabilität zu erfassen. Da diese fehlen, so sind die recessiven Formen so stark in die Minderzahl geraten, dass sie fast garnicht in Erscheinung treten. Vielleicht ist auch gerade ein Teil der mit einer grösseren Zahl recessiver Merkmale ausgestatteten Sämlinge als die schwächeren bei der Auslese vor der Pflanzung ausgeschieden worden.

Knollenform und Augentiefe. Diese beiden Merkmale gehören eng zusammen, denn sie bedingen das Allgemeinbild der Form und machen einen wesentlichen Bestandteil des Nutzwertes der Knolle aus. Inwieweit sie allerdings von gleichen oder gleichsinnig wirkenden Factoren bestimmt werden, lässt sich weder aus älteren Arbeiten, noch aus diesem Material entnehmen. BARTOSCH (2) hat festgestellt, dass die Knollenform ausgedrückt in dem Verhältnis Länge zu Breite durch 3—4 Factorenpaare bestimmt wird. Seine Angaben sind um so wertvoller, als in seinem Material die von einer südamerikanischen Sorte abstammenden Ef-Sämlinge der Biologischen Reichsanstalt mit enthalten waren, die Träger der meisten vorkommenden Gene gewesen sein dürften. BLACK (3) kommt nur auf 1 Factorenpaar, was wol kaum ausreicht, da KLAPP (9) sieben verschiedene Knollenformen unterscheidet. Verf. Sämlings-Material enthält von diesen höchstens 5—6, die langen Formen fehlen darin fast vollkommen, sind aber in zahlreichen peruanischen Klonen sehr stark ausgeprägt, wobei noch besonders ins Gewicht fällt, dass die Vererbung der Knollenform intermediär verläuft, diese also in der Mitte zwischen Jubel = oval und rund oder queroval der verwendeten Peru-Sorten liegen müsste.

TABELLE 1

	Knollenform	Schalenfarbe	Augenfarbe	Keimfarbe	Blütenfarbe	Inflorescenz	Augentiefe	Fleischfarbe
Jubel x 319	2 querrund 31 rund 2 Niere 5 lang 8 oval darunter 4 abgeplattet Periderm und Parenchym an roten Stellen rot	2 weiss 39 gelb 3 gelb mit et- was rosa 2 gelb mit rot 3 gelbrot 1 rot	2 weiss 23 gelb 19 Mattrot 2 stark rot 1 blaurot 1 rosa	7 weiss 2 weiss m/ rotviolett 1 rötlich 3 weiss m/ blau	8 rosa 2 helllila rosa 1 blaurosa 1 weiss	11 x Winkel fleischfarbig grün 14 x Kelch grün 2 x violett	9 flach 17 mittel 24 tief	7 gelb 10 hellgelb 32 weiss 1 weiss m/ rot
Jubel x 341	6 querrund 24 rund 2 lang 3 oval 1 Niere Periderm und obere Parenchymschicht an roten Stellen rot	12 gelb 6 gelb m/rot 1 rötlichgelb 3 gelbrot 1 rot m/gelb 5 rot 2 hellrot 1 dunkelrot 1 blaurot	12 gelb 15 rot 3 dunkelrot 2 leuchtend rot 2 blau	10 weiss 1 weiss m/ violett 1 weiss m/ dunkrot 1 weiss m/ blau	1 rosa 1 dunk. rosa 2 rosaviolett 4 lilla 1 violett 1 blauviolett	12 x Winkel hellviolett 1 x grün 10 x Kelch ± grün 2 x violett	14 tief 12 mittel 8 flach	19 weiss 8 hellgelb 7 gelb 3 grüngelb
Jubel x 343	18 querrund 25 rund 4 lang 7 Niere	37 gelb 2 rötlichgelb 1 gelbrot 6 gelb m'blau 1 blau	24 blau 6 rot 11 gelb	11 weiss 6 weiss m/ blau 1 weiss m/ dunk. blau 1 weiss m' rötlich	1 weiss 1 hellblau- viol. 1 rosa 2 bläul. rosa 1 dunk. blau- violett 1 blauviol 1 lillaviolett.	5 x Winkel viol 7 x Winkel fleischfarb 1 x grün 7 x Kelch violett 4 x Kelch ± grün	15 tief 18 mittel 13 flach	12 weiss 7 hellgelb 15 gelb 9 tief gelb

Die Augentiefe ist sehr stark durch Umweltsfactoren modificabel, und soll nach BLACK (3) von mehreren Factorenpaaren bestimmt sein. Tiefe Augen sind meist der recessive Factor und flach soll unvollständig dominant zu tief sein. In den meisten Fällen sind die Factoren für die Augentiefe in heterozygotem Zustande vorhanden. Sichtlich stellt sich BLACK die Augentiefe als durch eine polymere Reihe von mehreren Factoren bedingt vor, deren extreme Glieder konstant vererben.

Als hauptsächliche Typen der Augentiefe muss man erhaben, flach, mitteltief und tief ansehen. Alle vier werden durch Factoren für die Form der unmittelbaren Umgebung des Auges, die Grösse und Form der Grube, der Augenbögen, den Grad der Überwölbung durch Wülste und Kanten, die Zahl der Knospen in jeder Grube usw. weitgehend beeinflusst und es ergeben sich demzufolge eine grosse Reihe weiterer Formtypen, die noch nicht näher erforscht sind. Diese letzteren Factoren für die Gestaltung der Umgebung des Auges beeinflussen zugleich die allgemeine Form, indem sie die Knolle runder oder kantiger machen. Über die Zahl dieser Factoren kann man heute auch nicht einmal Vermutungen aufstellen.

In dem behandelten Bastardmaterial tritt durchaus das Gegenteil dessen auf, was wir im Allgemeinen im europäisch-nordamerikanisch Sortiment finden. Die Sämlinge mit flachen Augen sind durchweg in der Minderzahl. Da bei der Kombination Jubel (Augen flach-mitteltief) \times tiefäugig sich weniger als die Hälfte der Sämlinge als flachäugig erwiesen hat, so muss man Jubel vielleicht den genetisch etwa mitteltiefe Augen besitzenden Formen zuzählen. Die Kombination mit Nr. 343 hat dagegen für alle drei Tiefenlagen ungefähr die gleiche Zahl ergeben, was darauf deutet, dass Nr. 34 richtig als mitteltiefe Augen besitzend klassifiziert ist. Die Nachkommenschaft Jubel \times 343 hat auch die besten und gefälligsten Formen gegeben. Es scheint daher wol naheliegend, dass hier irgendein Factorenpaar sowol die Augentiefe, wie auch die Wulst- und Vorsprungbildung gemeinsam beherrscht. In allen drei Nachkommenschaften überwiegt die Zahl der irgendwie kantigen und wulstigen Formen die der regelmässigen um ein Bedeutendes. Dieser Factor für Kantigkeit ist auch im europäischen Sortiment anzutreffen und scheint zusammen mit der Tiefäugigkeit im Perusortiment deutlich dominant und zwar auch über den in Jubel irgendwie

heterozygot vorhandenen Factor für Flachkeit der Augen zu sein. Formen mit erhabenen Augen haben sich so gut wie keine ergeben, sodass zu dieser Teilfrage nichts gesagt werden kann.

Die Kreuzung der ovalen Jubel mit der querrunden und runden Form der Peru-Sorten hat vornehmlich runde Formen ergeben, daneben einen gewissen Anteil an querrunden, der deutlich ins Gewicht fällt. Auch die nierenförmigen, die nach Black (3) das Product des Zusammenwirkens von rund mit plattoval sind, sind in einiger Zahl vorhanden. Sie erklären sich zwanglos aus dem Zusammenwirken von Jubel mit den runden Perusorten. Jubel ist als oval ebenfalls eine heterozygote Form, was wiederum die kleine Zahl der aufgetretenen Nieren und die grosse Zahl der runden und querrunden erklärt, indem die \pm homozygot runden Perusorten mit ihrem Überfluss an dominanten Genen für runde Form diese in Erscheinung treten liessen. BARTOSCH's Annahme einer polymeren Factorereihe für die Knollenlänge dürfte stimmen und man muss wol mit 2—3 Allelen rechnen.

Ein weiterer, die Knollenform grundlegend bestimmender Factor ist der allerdings durch Boden- und Witterungsverhältnisse wie alle anderen Formfactoren stark modifiable Factor für Abplattung der Knolle. Auf Grund des behandelten Materiales scheint er unabhängig von den übrigen zu mendeln, denn die allerdings wenigen Klone mit abgeplatteten Knollen sind bald plattoval, bald rundplatt-oval, langplattovale fehlen wol wegen Kleinheit des Materiales. Einschliesslich die Factoren für Form und Tiefe der Augen dürfte es sich mithin um mindestens 5—6 die Knollenform als Ganzes bestimmende Factorenpaare handeln. Sicher scheint, dass der Factor für Gleichheit der Längs- und Querrachse einerseits und der Factor für unregelmässige Gestalt andererseits dominant zu den übrigen sind.

Was die Auswirkung der vier Elternsorten anlangt, so hat *Jubel* seine glatte und gefällige Form nur in ganz untergeordnetem Masse vererbt. Nr. 319 erscheint unter den Bedingungen des europäischen Klimas als genetisch rundknollige Form. Hiermit ist natürlich nicht ausgeschlossen, dass sie sich in ihrer Heimat unter den dortigen Licht- und Druckverhältnissen als langknollig manifestiert entsprechend der Gestalt der importierten Knolle, die lang war, aber schon im ersten Nachbau runde Knollen ergab. Nr. 341 ist typisch rund gewesen und hat auch rund vererbt. Nr. 343 war ebenfalls

rund, aber mit flacheren Augen und ihre Nachkommen haben unter den drei Nachkommenschaften auch die besten, gefälligsten und glattesten Formen aufzuweisen.

Schalenfarbe, Augenfarbe, Keimfärbung und Blütenfarbe. Alle diese und noch eine Reihe weiterer Pigmentmerkmale, wie Färbung der Winkel des Blütenstandes und der Fieder, der Fruchtknotenhüllen und des Kelches und anderes mehr wird sichtlich durch den gleichen Komplex von Erbfactoren beherrscht. In das Wesen dieser Factoren dürfte die Erörterung der chemischen Eigenschaften der mitwirkenden Farbstoffe ein gewisses Licht bringen. Es handelt sich in weitaus überwiegender Masse um Anthocyane verschiedener Art und die ihnen nahe stehenden Flavone sowie vielleicht um gewisse Carotinverbindungen, deren chemische Structur eine ganz abweichende ist. Die folgende Darstellung der Chemie der infrage kommenden Stoffe ist nach KARRER und ZECHMEISTER in (10) gegeben.

Anthocyane und Flavone stehen sich structurell nahe und bestehen aus einem doppelten Benzolring mit einem angehängtem Phenylring. Bei der chemischen quantitativen Analyse lassen sie sich trennen (KARRER briefl.). Die Flavonole sind zu Anthocyanen reducierbar: Flavonol ist eine Vorstufe des Anthocyans und letzteres ist nur möglich, wenn vorher Flavonole vorhanden sind (NOACK). Alle Factoren, die Zuckeranreicherung im Spross hervorrufen, fördern die Anthocyanbildung. Sowohl Anthocyane, wie Flavone sind unter gewissen Umständen farblos. Die natürlichen roten Anthocyane sind sog. Oxoniumsalze. In sehr schwach saurer, neutraler und bes. in alkalischer Lösung gehen die meisten Anthocyane in eine farblose Verbindung, — ihre Pseudobase — über. Alkalisieren der roten Anthocyane führt zu Farbumschlag nach Blau. Unabhängig von diesen Farbumschlägen enthält die Gruppe aber verschieden gefärbte Substanzen, von denen in der Kartoffel und anderen Solaneen Pelargoninderivate — gelblichrot, Cyanidinderivate — rot und Delphinidinderivate — blautichigrot nachgewiesen sind. Specialuntersuchungen der Kartoffelpigmente scheinen in der organischen Chemie zu fehlen.

Von diesen beiden Farbstoffgruppen, denen ein scheinbar sehr ähnliches Ringsystem zugrunde liegt, die aber bei der Kartoffel im Erbgang scheinbar streng getrennt in Erscheinung treten (Inhibitoren oder Activatoren ganz verschiedener Natur, die ja in Erblichkeitsuntersuchungen vielfach erwähnt sind, könnten dies bewirken),

1st die Gruppe der Carotinfarbstoffe zu unterscheiden. Diese leiten sich vom Isopren ab und werden als aliphatische Reihen mit je einem abschliessenden Bezolring aufgefasst. Sie sind stark ungesättigte Kohlenwasserstoffe, löslich in Fetten, z.B. Petroläther, aber in Wasser unlöslich. Trotzdem lassen sie sich auf Grund des Lösungsmittels allein nicht von den Flavonen unterscheiden. Sie bewirken gelbe bis tiefrote Farbeindrücke. Ihr Übergang in Stoffe der Flavon-Anthocyan-Gruppe erscheint chemisch unmöglich. Die Carotine stehen in chemischer Beziehung dem Chlorophyllfarbstoff nahe und sind für die meisten Pflanzen als Elemente der Blattfärbung sowie derjenigen vieler Blüten nachgewiesen. Sie sind meist an Chromatophoren gebunden, so in den Wurzeln der Carotten, in den Blüten gewisser Liliaceen, in den Blättern u.a.m.

Es ergeben sich somit für die Pigmentgene der Kartoffel folgende drei möglichen Gruppen: 1) Eine solche, die auf die Anthocyane zurückführbar erscheint und genetisch nachweisbare Beziehungen zwischen der Pigmentierung von Blüten, Schale, Stengeln, Blattwinkeln usw. aufweist. 2) Eine Gengruppe, die an die Gruppe der Flavone anknüpft und gelbe und rötliche Färbungen hervorruft. Der Chemiker kann die Übergänge dieser beiden Gruppen von Farbstoffen in einander erklären, ein genetischer Zusammenhang scheint aber bei der Kartoffel nicht zu bestehen, ausser in dem bisher noch kaum untersuchten Fall der „elfenbeinweissen“ Blüte (*Sol. Rybinii*, f. *Naranjito* u.a. auch europäische Sorten). Obgleich die Fleischfarbe als aus Flavonverbindungen herrührend angegeben wird, fehlt zwischen Anthocyanpigmentierung der Schale und Fleischfarbe jede genetische Correlation ausser in den wenigen Fällen roter und blauer Fleischfärbung, die als Infiltrationserscheinungen von der Schale erklärt werden müssen, da sie ganz schwankend verschieden an den Knollen der gleichen Staude auftreten. 3) Ein auf die Carotinreihe zurückführbarer Genkomplex, der mit den beiden ersteren jedenfalls nichts zu thun hat. Da Carotine bes. im Blattgrün der Pflanze immer eine grosse Rolle spielen, ist nicht von der Hand zu weisen, dass sie oder die Potenzen zu ihrer Bildung auch in dem Knollenfleisch — dem Product der Thätigkeit des Blattgrüns — vorhanden sein können.

In welcher Weise die Gene für die Färbung von Knolle, Blüte, Stengel und ihrer Teile bei der Kartoffel nach den wichtigsten bisherigen Veröffentlichungen wirken und wie sie von den einzelnen Forschern bezeichnet werden, zeigt in grossen Zügen Tab. 2.

TABELLE 2

Stängel, Laub und Keime	Blüte	Knospe	Blüte	Stängel, Laub und Keime
3) In Gegenwart von B In- tosh u. Klapp Pigment farbe, Blüthenstiel und Farbe der Artikulation des Klamms vom Rot- schwarz auf gelblich- schwarz oder nicht. A allein wirkt oder nicht. A allein wirkt. B allein wirkt auf oberen Blüthenstielstücken und Aestchen. 5) RD und PD bewirkt keine Veränderung. Bei jungen Internodien. Bei Fehlen von I: in jungen Internodien kryptomer.	3) Gelbliche Anthemaffin- ierung der Blüthenblätter ausserdem Intensifizator für alle Farben. Comple- mentär zu F.	1) 2) 4) 5) Grundfaktor für Knollenpigmentierung. 3) ohne Hinzutreten von A. 4) ohne Hinzutreten eines anderen Faktors bewirkt keine Pigmentierung. 5) DRS bewirkt rote Scha- delung. Unter RS ergibt Verstärkung der Augen- farbe.	3) Gelbliche Anthemaffin- ierung der Blüthenblätter ausserdem Intensifizator für alle Farben. Comple- mentär zu F.	3) In Gegenwart von B In- tosh u. Klapp Pigment farbe, Blüthenstiel und Farbe der Artikulation des Klamms vom Rot- schwarz auf gelblich- schwarz oder nicht. A allein wirkt oder nicht. A allein wirkt. B allein wirkt auf oberen Blüthenstielstücken und Aestchen. 5) RD und PD bewirkt keine Veränderung. Bei jungen Internodien. Bei Fehlen von I: in jungen Internodien kryptomer.
Auch ohne Hinzutreten von A leichte Pigmentie- rung der Internodien, der Blüthenstiele, der Artik- derwinkel und der Art- kulation der Blüte, mit A kräftige Pigmentierung. 5) DRS bewirkt kei- ne Veränderung. Unter ter Internodien durch B allein. Zusammen mit D ergibt sich Rotfärbung des Internodien. Bei Feh- len. DRS ist opationisch über B.	Sch ähnlich in Wirkung wie A, vgl. Klapp Geor- gie.	Ohne Hinzutreten von A. Blüte weiss. Notwendiger Faktor für die Bildung der AB ergeben Farbe der Canifolia-Blüte. Dürter der übrigen Verf. gleich- mässig sein.	Sch ähnlich in Wirkung wie A, vgl. Klapp Geor- gie.	Auch ohne Hinzutreten von A leichte Pigmentie- rung der Internodien, der Blüthenstiele, der Artik- derwinkel und der Art- kulation der Blüte, mit A kräftige Pigmentierung. 5) DRS bewirkt kei- ne Veränderung. Unter ter Internodien durch B allein. Zusammen mit D ergibt sich Rotfärbung des Internodien. Bei Feh- len. DRS ist opationisch über B.
Ganz hellte hart rosa. Farbe drücklich als abweichend von den durch B verur- sachten Farben bezö- (Vielleicht durchschie- den. DRS ist opationisch über B.)	Rotfaktor in Arnika.	Ganz hellte hart rosa. Farbe drücklich als abweichend von den durch B verur- sachten Farben bezö- (Vielleicht durchschie- den. DRS ist opationisch über B.)	Rotfaktor in Arnika.	Mit Bezugnahme auf M- Intosh u. Klapp Pig- mentierung von Blattschei- ten u. Artikulation.
Zweiter Rotfaktor.	X und Y rot mit hellen Augen bei Marins.	Zweiter Rotfaktor.	X und Y rot mit hellen Augen bei Marins.	Mit Bezugnahme auf M- Intosh u. Klapp Pig- mentierung von Blattschei- ten u. Artikulation.
Zweiter Rotfaktor.	Zweiter eng mit R in Cor- relation stehender Not- faktor.	Zweiter eng mit R in Cor- relation stehender Not- faktor.	Zweiter eng mit R in Cor- relation stehender Not- faktor.	Mit Bezugnahme auf M- Intosh u. Klapp Pig- mentierung von Blattschei- ten u. Artikulation.
Schöckungsfaktor.	Schöckungsfaktor.	Schöckungsfaktor.	Schöckungsfaktor.	Mit Bezugnahme auf M- Intosh u. Klapp Pig- mentierung von Blattschei- ten u. Artikulation.
Bewirkt in Gegenwart von R oder P oder R u. P. schwarze, braune, gelbe oder rötliche Misch- ung. Mit Bezugnahme auf M-Intosh u. Klapp Pigmentierung des Per- sianer bewirkt.	Schöckungsfaktor.	Schöckungsfaktor.	Schöckungsfaktor.	Mit Bezugnahme auf M- Intosh u. Klapp Pig- mentierung von Blattschei- ten u. Artikulation.

SILKMAN	BLOCK	LUNDEN	ASSERLEY	SIRKS	Knoche	Blüte	Stengel, Laub und Keime.
H	P	P	P	/	Inhibitor der heterozygot unvollständig dominant ist über D u. R, wenn plus dieser homozygot ist. Ist e homozygot ist die Blüte unvollständig über DDR		
P	P	P	P	P	2) S) Epistatisch über R. Ebenso wie R zusammen mit D Blauherbe bildet. D u. R violett, in Gegenwart von D u. H ebenso wie R. S) PS blaue Augen. Alle Spätere Angehörige der Schule zustandekommt, ist ausserdem D unvollständig.	3) Grundfaktor für Blau, gibt allein kein Pigment, aber in Gegenwart von B + P gibt kein Pig. ment, B + P ergibt hellblaue Bl. A + B + P dunkelblaue Hute.	5) P allein Blaufärbung aller Internodien. Epistatisch über R, R ist epistatisch über B.
B	P	P	P	B	2) S) Epistatisch über R. Ebenso wie R zusammen mit D Blauherbe bildet. D u. R violett, in Gegenwart von D u. H ebenso wie R. S) PS blaue Augen. Alle Spätere Angehörige der Schule zustandekommt, ist ausserdem D unvollständig.		5) BB Blaufärbung von Samlingen, Blattachsen und Keimen. Bb grüne Blätter, Blüthenblätter blau. Blattachseln. DRH ergibt Rot.
C	P	P	P	C			Wirkung genau analog B. DPC ergibt Blau. DRH ergibt eine polimorphe Reihe.
P I	P	P	P	K	4) Unabhängig von R wirkt als Zwickauer 40-knollige analog K.	3) Ein abweichend von wirkender Blaufaktor bei Louis Botha	
L	P	P	P	L	4) Blaufaktor, Wirkung analog K.		
B	P	P	P	B	2) Ähnlich wie P wirken. Der Blaufaktor im May Rosen und Chang...		
+	P	P	P	P		3) Grundfaktor für alle Blütenfarben, doch in den anderen Teilen der Pflanzen Faktor der allgemeinen weissen Blüte bewirkt. Elfenbeinweiss x rein weiss ergibt Aufspaltung in elfenbeinweiss x heterozygot weiss ergibt Aufspaltung in weiss und luring.	
S	P	P	P	S	1) Gleichmässige Verteilung der Blüte über die ganze Knoche.		

Leider macht Frau ASSEJEV (1), die einzige, die Farbfactoren der Schale südamerikanischer Sorten untersuchte, gar keine Angaben über die Blütenfarben. Aus der Grössenordnung der Numeration ihrer Formen ist nach RYBIN (14 und 15) zu schliessen, dass es sich wahrscheinlich um Herkünfte aus Columbien (Nr. 24 *Sol. andigenum* f. *Caiceda*) und dem District Tarma in Peru (Nr. 302 Papa amarilla) gehandelt haben dürfte, die sämtlich nach BUKASSOV (6 u. 7) mehr oder weniger intensiv gefärbte Blüten haben, aber bei Selbstung gelegentlich auch weiss blühende Formen herausspalten. Man wird also ASSEJEVS genetische Formeln dieser Sorten wahrscheinlich durch LUNDENS homozygot recessiv Weissblütigkeit erzeugende Factoren in irgendeiner Weise ergänzen müssen, um den vollen Ausdruck der Blüten- und Schalenfarbe dieser Formen zu erhalten.

Vielleicht sind Lundens (11 u. 12) Rot-Factoren X und Y ASSEJEVS Scheckungsfactoren E und F gleich zu setzen. Beiderseits sind die Angaben so kurz und allgemein und die Beispiele so wenig zahlreich, dass auch nur annähernde Sicherheit nicht zu gewinnen ist. LUNDENS Factor A₁ für Rotfärbung scheint jedenfalls nicht den für Marius von Lunden angedeuteten Factoren X und Y identisch zu sein, da die Knollenfarbe von King George V einerseits und Marius andererseits gänzlich verschieden ist. Wohl aber liesse sich denken, dass er einem von ASSEJEMS Rotscheckungsfactoren E und F gleichzusetzen wäre. SALAMANS Factor E und ASSEJEVS R₁ dürften sich dagegen decken.

LUNDENS Factor B und der von allen anderen Forschern angegebene Factor R, der die Grundlage der Rotfärbung der Schale bilden soll, dürften identisch sein, obgleich Black ihn gleich D setzt. Beide bewirken in heterozygoten Zustände leicht rötliche Knollen und Lunden (11) sagt selbst, dass sein A gleich SALAMANS D sei.

Es liegt nahe anzunehmen, dass der von LUNDEN für Arnika angedeutete besondere Rotfactor und der von ihm bei Hindenburg gefundene rosa Blütenfactor G ebenfalls diesen zwei ASSEJEV'schen Factoren gleich zu setzen sind. Einerseits deutet hierauf die Farbe der Arnikablüte, die ja eine der wenigen Sorten des europäischen Sortimentes ist, die das satte Rotviolett der Blüte von Nr. 341 aufweist und deren Zipfel nur ganz kleine weisse Spitzen haben, was bei den Perusorten der vorherrschende Zustand ist. Andererseits ist die als zartes Rosa bezeichnete Farbe der Hindenburg-Blüte wohl denk-

bar als farbenbildendes Element der rosa Blüte von Nr. 319, wenn das Rosa bei der letzteren auch unvergleichlich viel intensiver, allerdings auch unreiner ist.

Der Factor P für Blaufärbung von Blüte und Knollenschale wird wiederum von allen Forschern in gleicher Weise wirkend gefunden.

LUNDENS Blaufactor P₁ und Black's Factor B könnten der gleiche Begriff sein, da die Blüten- und Knollenfarbe von Louis Botha und May Queen der gleichen Kategorie angehören. Schr wahrscheinlich erscheint auch, dass einer der von Assejev für die Knollenfarbe der Südamerikaner festgestellten Factoren K und L diesem Factor von LUNDEN und BLACK gleichzusetzen ist. ASSEJEVS rote Scheckenfactoren E und F und die analogen Blaufactoren scheinen notwendig, da sie jeweils entgegengesetzte Typen der Scheckung und der Augenfarbe verkörpern. Die Wirkung je eines dieser Rot- und Blaufactoren könnte durch SALAMANS Factor S für gleichmässige Verteilung der Farbe ersetzt werden. Sirks's Factor S kompensiert scheinbar einen der Factoren X und Y, E und F, K und L. Es erscheint allerdings nicht sicher, ob sich die auffallenden scharf umrissenen gelben Augenflecke der Perusorten ausschliesslich durch die Wirkung dieser Verteilungsfactoren von SIRKS und SALAMAN erklären lassen.

Leider konnte die für genaue Verfolgung des Erbganges der einzelnen Merkmale notwendige eingehende Klassifizierung der Knollen- und Blütenfarbe nicht mit genügender Schärfe durchgeführt werden. Immerhin zeigt schon die Zusammenstellung der am gelagerten Material vorgenommenen Beschreibungen einen beträchtlichen Teil von den 24 Typen der Schalenfärbung, die KLAPP (9) aufstellt. Zu den Angaben von Tab. I sei hinzugefügt, dass die Bezeichnung „Schalenfarbe“ sich dort auf die Flächen zwischen den Augen bezieht unabhängig von der Lokalisierung der einzelnen Farbflecke und ihrer Intensität und Grösse und Conturierung.

Die behandelten Sämlingsnachkommen und ebenso das Sortiment der peruanischen Klone lassen so ziemlich alle von KLAPP angegebenen Schalenfärbungen in Erscheinung treten, doch konnten sie zahlenmässig nicht festgehalten werden. Da die grosse Mannigfaltigkeit der Farben in allen Nachkommenschaften, wenn auch in verschiedener Häufigkeit auftritt, ist anzunehmen, dass die verwendeten Perusorten alle der Kartoffel eigenen Farbfactoren tragen.

Die Kreuzung Jubel \times 319 hat in weitaus überwiegender Zahl

gelbe Schale und etwa zur Hälfte rote Augen in Flecken von kleinem Ausmass ergeben. Da Jubel nach LUNDEN den Factor A heterozygot trägt, so ist anzunehmen, dass ASSEJEVS Factoren E und F, die etwa LUNDENS (11) X und Y analog sind, und Scheckigkeit oder Rotäugigkeit bewirken, mit an der Konstitution der Genome beteiligt sind. Da die Rotfärbung in dieser Nachkommenschaft meist mehr oder weniger matt ist, so ist wol anzunehmen, dass nur einer dieser beiden Factoren und zwar fast immer in heterozygotem Zustande wirksam ist, während der andere entweder fehlt oder recessiv ist. Das Gleiche würde für die Verteilungsfactoren von SALAMAN u. SIRKS gelten können. Einer der Blaufactoren muss ebenfalls mitspielen, da sowohl die violette Farbe der Keime von Jubel, wie die Blaufärbung der Blüten mehrerer der Sämlinge darauf deuten und auch einzelne blauknollige Sämlinge aufgetreten sind. Die rosa Blüte von Nr. 319 findet sich vornehmlich bei völlig unpigmentierter Schale der Sämlinge, während die dunklere Rosa- und Blautöne führenden Blütenfarben bei rotäugigen Sämlingen vorkommen. Man muss daher annehmen, dass die wol heterozygot vorhandenen Rot- und Blaufactoren durch den Blütenfactor F zu stärkerer Wirkung getrieben werden, als durch den Schalenfarbfactor D. Hierauf könnte auch der Umstand deuten, dass die Pigmentierung in den Blütenständen von unten nach oben sich fast immer verstärkt, indem der Blütenstandstiel vielfach rein grün ist, die Wickelachsen schon leicht pigmentiert erscheinen und der Kelch durchaus blauviolett ist. Bei Nr. 319 sind Articulation und Kelch rein grün, bei den Sämlingen vielfach leicht gefärbt. Die Kombination mit Jubel hat also die Factoren dieser Sorte in Richtung der Verstärkung der Pigmente beeinflusst und aus der Vielheit der entstandenen Farben und Kombinationen ist zu ersehen, dass eine weit grössere Zahl von Factoren, als LUNDEN und BLACK besonders für die Schalenfarbe angeben, mitwirken muss.

Nr. 341 hat kräftig und umfangreich pigmentierte Augenflecken mit verstärkter Augenfärbung. Die Nachkommen aus der Kombination mit Jubel haben rund zur Hälfte intensiv rot pigmentierte Augen. Bei Vergleich mit der vorigen Nachkommenschaft drängt sich die Überzeugung auf, dass einer der beiden Rotfactoren homozygot, mindestens aber beide heterozygot in Nr. 341 vorhanden waren und in Verbindung mit dem einen A von Jubel die starke

Färbung bewirken. Sirks Factor S ist hier jedenfalls auch mit vorhanden. Die Annahme der Homozygotie erscheint fast näher liegend.

Die Sämlinge aus Jubel \times 341 haben — soweit Aufzeichnungen vorliegen — in der Blüte eher mehr Pigment aufzuweisen, als die aus der vorigen Nachkommenschaft, was mit der Annahme stärkeren Mitwirkens von Rotfactoren gut übereinstimmen würde. Auch in dieser Nachkommenschaft macht sich wieder der schwachwirkende Blaufactor bemerkbar, der vielleicht gerade derjenige ist, der die matte rotviolette Farbe der Keimknospen, wie sie Jubel und viele andere Sorten aus Europa haben, mit bestimmt. Jedenfalls muss dieser Factor ganz verschieden von dem intensives Blau bewirkenden Factor P sein. Einige andere Sorten des ungefähr 100 Einheiten umfassenden Perusortiments des Verf's scheinen ihn in ziemlicher Reinheit zu tragen, da sie ganz matt bläuliche einheitliche Schalenfarbe mit etwas dunkleren Augen zeigen. Selbst wenn man sich mit der Annahme hilft, dass die matte Farbe die Folge dessen ist, dass das Pigment nur im Periderm enthalten ist, was ja oft der Fall ist, so müsste die Farbe anders ausfallen. Inwieweit P und B oder S das Periderm oder die äusseren Parenchymschichten der Knolle beeinflussen erscheint nicht klar, doch deutet SIRKS' Definition für S mehr auf die Parenchymschichten.

Zu der Nachkommenschaft Jubel \times 343 ist nur so viel zu sagen, dass sich in ihr das Gleiche, wie bei den beiden anderen, nur in der blauen Skala zuträgt. A, B und P erzeugen nach BLACK zusammen dunkelviolette Knollen, Stengel und Blüten und dies trifft auf Nr. 343 zu. Diese drei Factoren dürften also in dieser vorhanden sein. Ebenso müssen Assejevs Factoren für blaue Äugelung L und K vorhanden sein, da mehr als die Hälfte der Sämlinge in verschiedenem Grade blauäugig ist. Der gemutmasste Blaufactor in Jubel gewinnt damit weitere Wahrscheinlichkeit und dürfte einem dieser beiden gleich zu setzen sein.

Sehr beachtlich ist in dieser Nachkommenschaft das häufige Auftreten von glänzend gelbschaligen Knollen mit rel. flachen Augen, gefälliger Form und gelbem Fleisch, die in den beiden anderen Nachkommenschaften fehlen. Über die Factoren der Gelbschaligkeit weiss man so gut wie nichts. Verf. fand bei Behandlung der Schale und obersten Parenchymschicht von Industrie mit Essig- und Salzsäuredämpfen einzelne kräftig röt verfärbende Zellen (Anthocyanreaction)

sowol im Periderm wie in der obersten Parenchymschicht. In der grauweiss wirkenden Schale des Peru-Klones 437b (weissblühend mit weissem Fleisch) dagegen nur ganz undeutlich rosa verfärbende dünne Zellschichten im Periderm. — KLAPP unterscheidet weisse, ockerfarbige und dunkelockerfarbige Schale. Wie weit diese Farben mit der Fleischfarbe zusammenhängen, ist einstweilen unsicher. Ausschliesslich auf das Durchscheinen der Fleischfarbe durch dünnes Periderm lässt sie sich schwerlich erklären, da weissfleischige Sorten gelegentlich auch gelbschalig sind. Aus dem Umstande, dass gerade in dieser Nachkommenschaft eine Reihe auffallend tief gelbschaliger Sämlinge aufgetreten ist, könnte vielleicht geschlossen werden, dass irgendein Factor existiert, der Schale und Fleisch diesbezüglich gleichzeitig beeinflusst, woraus das Vorkommen der Anthocyan führenden Zellen in der Schale von Industrie auch hinweist. Gelbtöne müssen in der Blüte der in leuchtenden Farben blühenden Perusorten ebenfalls vorhanden sein, da ohne diese die leuchtenden Farben (nach Analogie mit Rosen wo die leuchtenden Töne immer auf gelbe Farbenelemente zurückgehen) von Arnika, vieler Perusorten bes. in jugendlichem Stadium der Blüte nicht gut zustande kommen können. Vielleicht vollzieht sich hier im jugendlichen Organ die Umsetzung von Flavonen in Anthocyane, die bei den chemisch reinen Substanzen mit grosser Schnelligkeit vor sich gehen soll. Möglich wäre natürlich auch, dass einer der Rotfactoren bei gewissen Farbenkombinationen in dieser Weise zum Ausdruck käme.

Fasst man alles über die Blüten-, Stengel- und Schalenfärbungen Gesagte zusammen, so giebt sich, dass die zahlreichen Gene, die diese veranlassen, und im Sortiment der mittleren Breiten zum grossen Teil nur isoliert und vereinzelt nachgewiesen werden konnten, schon in den wenigen untersuchten Einheiten des Perusortiments mehr oder weniger vollzählig erkennbar sind. Besonders die Mannigfaltigkeit der Anthocyane tritt deutlich zutage. Die Blütenfarben der drei untersuchten Perusorten deuten auf drei verschiedene Anthocyane und ebenso ergiebt die Erbanalyse mit gewisser Wahrscheinlichkeit drei verschiedene Gene für Rotfärbung. Auch für die blauen Töne scheinen drei genetische Factoren Geltung zu haben, die in ähnlichen Abstufungen wirksam sind. Man kommt damit zu der Vermutung, dass überhaupt keine selbständigen Blaufactoren vorhanden sind, sondern dass ein gemeinsamer Abwandlungsfactor,

der die roten Oxoniumsalze des Anthocyans im Wege der Anreicherung basischer Verbindungen, — etwa von NH_3 — die aus dem N-Stoffwechsel denkbar wäre, in ihre blauen Alkali- und Erdalkaliverbindungen umbildet. — Wie weit diese Vermutung richtig ist, müsste genaues Studium der Zusammensetzung der fraglichen Pflanzenteile bis zu einem gewissen Grade aufhellen können, doch ist Verf. als Nichtchemiker hierzu nicht in der Lage.

Die Fleischfarbe wird nach BLACK (3) durch ein Factorenpaar bestimmt, doch ist in den Perukartoffeln jedenfalls noch ein weiterer Factor für Gelbfärbung vorhanden, der die dunkelgelbe Farbe einiger dortiger Sorten, so der Sorte „Naranjito“ aus Nordperu und der sog. „Lucci“ Formen (nach der Nomenklatur des Instituts für Vererbungsforschung in Müncheberg) hervorbringt. Aus der Kombination dieser beiden Factorenpaare lässt sich die Serie der Fleischfarben, die im Perusortiment und gelegentlich auch im europäischen (mit Ausnahme der sattgelben der Lucci-Formen) vorkommen, kaum erklären. Handelt es sich doch um folgende: Schneeweiss, gelbweiss, weissgelb, gelb, dunkelgelb (Peru) und grünlichgelb — ebenfalls häufig in Peru und gelegentlich auch im europäischen Sortiment als Bestandteil der stumpf und matt weissen unansehnlichen Fleischfarbe zu mutmassen. Der letztere Farbstoff lässt Mitwirken von Carotinen vermuten, doch fasst die geltende Lehrmeinung die gelben Pigmente des Kartoffelfleisches ausschliesslich als Flavone auf, die zweifellos auch den Hauptanteil an der Gelbfärbung haben. Sicher von einander unterscheiden lassen sich die verschiedenen Fleischfarben mit Ausnahme der Extreme nicht, sie sind aber vorhanden und schwerlich blos auf Umweltsmodifikationen zurückzuführen. Bei Annahme von drei Factorenpaaren scheint ihre Entstehung wahrscheinlicher als bei blos zwei Paaren. Von den bisher beschriebenen Factoren dominiert Gelb über Weiss, doch scheinen die meisten europäisch-nord-amerikanischen Sorten bezüglich dieser Factoren heterozygot zu sein.

Von rechnerischer Auswertung der Zählungen muss begreiflicherweise abgesehen werden, da das Material für die Vielheit der Factoren viel zu klein ist. Auch ist die Unterscheidung mit den derzeitigen Mitteln und den Schwierigkeiten, die der organischen Chemie in den Kartoffelpigmenten entgegenstehen, mit genügender Präcision nicht möglich. Die schneeweissen erscheinen gut unterscheid-

bar, ebenso die sattgelben, während die übrigen Typen nicht mit Sicherheit zu begrenzen sind. Die schneeweissfleischigen wird man als homozygot recessiv für alle Fleischfarbenfactoren ansehen müssen, die dunkelgelben als homozygot dominant für alle oder mindestens den über alle epistatischen stärkeren Gelbfactor der Lucci-Formen.

Nr. 319 und 341 sind weissfleischig und ihre Nachkommenschaften zeigen deutliches Vorherrschen weissfleischiger Sämmlinge. Der den grünlichen, schmutzigen Farbton erzeugende Factor scheint auch in Nr. 341 vorhanden zu sein. Er dürfte derjenige sein, welcher das sich bei Recessivität aller Fleischfarbenfactoren ergebende Schneeweiss, das in dieser Nachkommenschaft mehrfach vorkommt, in das matte grauliche Weiss von Jubel und den meisten landläufig als weissfleischig bezeichneten Sorten abwandelt. Eine Auszählung von Selbstungssämlingen von Jubel auf die Fleischfarbe liegt Verf. nicht vor. Das häufige Vorkommen der gleichen, stumpf weissen, wenig schönen Fleischfarbe bei den Jubelnachkommen des Handels lässt aber vermuten, dass ein Erbfactor und zwar ein in seiner Wirkung dem der Nr. 341 gleicher im Spiele ist.

Auch Jubel enthält zweifellos einen Gelbfactor im Fleisch, andernfalls hätten die intensiv gelbfleischigen Sämmlinge nicht entstehen können, selbst wenn die peruanische Elternsorte homozygot dominant wäre. Ausserdem weisen auch die beiden anderen Nachkommenschaften beträchtliche Zahlen an Gelbfleischigen auf. Dass aus der Kreuzung zweier weissfleischiger Sorten gelbfleischige Sämmlinge entstehen, ist nichts aussergewöhnliches — auch bei Jubel als Kombinant nachgewiesen — und ergibt sich sehr häufig.

Mithin scheinen sich die Perusorten bezüglich der Fleischfarbe von den europäisch-nordamerikanischen vornehmlich durch das Vorhandensein des Factors für intensive Gelbfärbung zu unterscheiden, im Übrigen aber die gleichen Factoren zu führen. Die chemischen Beziehungen der Fleischfarben sind* bereits auf S. 160 erörtert und wird auf das dort Gesagte verwiesen.

Züchterisch wertvoll ist an dem Peru-Sortiment, dass sich darin und dies schon in der kleinen von Verf. beobachteten Serie beide angestrebten Extreme — gelbfleischig für den deutschen und rein weissfleischig für den englisch-nordamerikanischen Geschmack — nebeneinander finden und sich als verhältnismässig leicht trennbar erwiesen haben. Grössere Reihen von Perusorten und ihre genauere

Erforschung dürften, worauf auch BUKASSOV (6 u. 7) hinweist, zur Gewinnung ausserordentlich wertvoller Erbträger bes. für Gelbfleischigkeit führen.

Knollengrösse und Ertragfähigkeit. Die Knollen der drei peruianischen Elternsorten fallen im mitteleuropäischen Klima klein, aber für die Perusorten mässig zahlreich und ihre Erträge sind für europäische Begriffe gering. Jubel ist bekanntlich eine der ertragreichsten und wertvollsten deutschen Sorten mit hohen Erträgen. Ihre behandelten Bastardnachkommenschaften zeigen folgendes Bild.

Jubel \times 319 Stammesmittel des Staudenertrages 330 gr. 46% der Staudenerträge liegen über diesem. Die drei grössten Staudenerträge wogen 870, 815 und 750 gr. In 41% der Staudenerträge dieser Nachkommenschaft fanden sich Einzelknollen bis zu 40 gr. und in 24% solche von über 70 gr. Sehr viele kleine Knollen.

Jubel \times 341 Stammesmittel des Staudenertrages 405 gr. 43% der Staudenerträge liegen darüber. Die drei grössten Staudenerträge wogen 2040, 1120 und 990 gr. In 50% der Staudenerträge kamen Knollen bis zu 40 gr. Einzelgewicht und in 29% solche von über 70 gr. vor. Die Zahl der angesetzten Knollen scheint etwas geringer zu sein, als bei der vorigen Nachkommenschaft.

Jubel \times 343 Stammesmittel des Staudenertrages 338 gr. 40% der Staudenerträge liegen darüber. Die drei schwersten Staudenerträge wiegen 1100, 1000 und 640 gr. In 57% der Staudenerträge kommen Knollen von 40 gr. Einzelgewicht und in 29% solche von über 70 gr. vor. Der Knollenansatz ist sehr vielzählig.

Demnach ergibt sich in allen drei Kombinationen die Wahrscheinlichkeit der Bildung sehr zahlreicher und mithin vieler wirtschaftlich wenig wertvoller Knollen. Es besteht allerdings auch die Möglichkeit, dass Sämlinge von grosser Ertragsfähigkeit gewonnen werden können und zwar verhalten sich die Nachkommenschaften diesbezüglich verschieden. BUKASSOVs (6) Angabe, dass aus Kreuzung von *andigenum*- mit *tuberosum*-Sorten des europäischen Sortiments hochertragreiche Einheiten gewonnen werden können, wird hiermit unter mitteleuropäischen klimatischen Verhältnissen bestätigt.

Von hervorragender wirtschaftlicher Bedeutung erscheint, dass die Perusorten-mindestens z.T.-hervorragende *Geschmackseigenschaften* aufweisen und auch vererben. Die Kochprobe eines Gemisches

von Nachlesekartoffeln aus der Fläche, auf welcher die Sämlinge gestanden hatten, ergab, dass sich unter ihnen überwiegend sehr schmackhafte, etwa an Juli und die alten bevorzugten Sorten des vorigen Jahrhunderts erinnernde, allerdings auch einige bittere Knollen vorfanden. Der gute Geschmack rührt mithin nicht von den Umweltsfactoren her, sondern ist als den einzelnen Sämlingen resp. den peruanischen Elternsorten eigentümlich anzusehen. Die letzteren scheinen demnach eine offensichtliche Verbesserung der Speiseeigenschaften von Jubel bewirkt zu haben. Nr. 341 selbst ist auf ihren Speisewert untersucht und erwies sich als sehr wohlschmeckend mit Eigenschaften der jetzigen Salatkartoffeln und feinem Aroma, weicht aber in ihrem Habitus und Biologie von diesen stark ab. Durch Verwendung der hochgradig pollenfertilen Perusorten als Kreuzungseltern wäre man mithin der Notwendigkeit überhoben, wegen der Geschmackseigenschaften die fast völlig sterilen Juli- und verwandten Sorten des europäischen Sortiments heranziehen zu müssen. Die Spätreife der hier benutzten Formen ist kein Hindernis. Einerseits liesse sich diese durch Kombination mit europäischen Sorten wieder beseitigen, andererseits giebt es auch im andinen Sortiment eine Reihe früh reifender hochfertiler Formen, die zum gleichen Ziele führen könnten. Es sei bemerkt, dass BUKASSOV (6 und 7) u.a. Frühreife, Phytophthora- und Schorfresistenz, Frostresistenzkurze oder lange Liegezeit zwischen Reife und Keimen u.a.m. als besondere im andinen Sortiment erfassbare Gene nennt. Verf. hat sich mit diesen bisher nicht befasst, kann nur bestätigen, dass auch in seinem Sortiment Sorten mit sehr kurzer Liegezeit, die es ermöglichen würden, zwei Ernten im Laufe des mitteleuropäischen Sommers zu machen, vorhanden sind. Andererseits brauchen eine ganze Reihe von Sorten ausserordentlich lange Zeit um zu voller Keimreife zu gelangen. Einkreuzen von diesen könnte die mitteleuropäische Kartoffel wahrscheinlich in ihrer Haltbarkeit im Sinne verminderter Neigung zum Auswachsen im Winterlager verbessern.

Vergleicht man die Aufspaltungsverhältnisse der europäischen Sorten, für welche alle Forscher relativ einfache und gut mit den theoretischen Zahlen in Einklang zu bringende genetische Formeln gefunden haben, mit den Zahlenverhältnissen aller Serien, in denen südamerikanische Elemente beteiligt sind, insbesondere Assejevs und der hier behandelten, so ergibt sich immer die Frage: Wie ist

im Chromomer der sichtlich einfach organisierten europäischen Formen der Raum, den im südamerikanischen Chromomer die zahlreichen dort gefundenen zusätzlichen Gene einnahmen, ausgefüllt worden? Haben die letzteren ein ebensogrosses Chromomer oder ist es grösser? Womit füllt sich überhaupt der Raum im Chromosom aus, wenn ein Gen recessiv wird? Beide Formengruppen haben zum grössten Teil 48 Chromosome somatisch, bastardieren untereinander vorzüglich — man sollte also wol denken, dass ihre structurellen Elemente gleich gelagert sein müssten. Auf RYBINS (15) Abbildungen erscheinen die Chromosomen der Südamerikaner in sehr verschiedenen Grössen. Zeichnungen von Chromosomenplatten europäischer Sorten sind leider nicht dabei, wol aber solche von Bastarden von *andigenum* und anderen mit Europäern. Die Chromosomen der primitiven 24-chromosomigen wie *Rybinii* und *Phureja* sind deutlich grösser als die von *andigenum* und *curtilobum* (48 u. 60 Chromosome Taf. XIII, XXII und XV. bei RYBIN (15)). Andererseits sind die Chromosomen von *andigenum* und seinem Bastard mit Irish Cobbler als durchaus gleich gross anzusehen (Taf. XV und XXVI bei RYBIN) Irish Cobbler ist eine typische Sorte der mittleren Breiten und bei ihr ist der diesen eigene unkomplizierte Anlagenbestand anzunehmen. Wie kommt es, dass hier die wenigen Anlagen ungefähr den gleichen Umfang haben, wie die zahlreichen von *andigenum*? Man kommt unwillkürlich zu der Vermutung, dass die rel. wenigen Anlagen der europäischen Sorten voluminöser sind als die der südamerikanischen Sorten, da sie scheinbar den ganzen Raum, den bei diesen die fortgefallenen Anlagen einnahmen, ausgefüllt haben. Dabei sind in den europäischen Genomen überwiegend recessive Anlagen vorhanden, im südamerikanischen aber dominante. Da alle Erbanalysen rel. gut mit den theoretischen Zahlen übereinstimmende Ziffern ergeben, aus denen hervorgeht, dass die weisschaligen Europa-Sorten eine sehr viel kleinere Zahl selbständiger Factoren enthalten als die sehr verwickelte Aufspaltung zeigenden Südamerikaner und alten farbigen Sorten, so kommt man zum Schluss, dass bei der kleinen Factorenzahl der Europasorten die Factoren dieser voluminöser sein müssen als die der Südamerikasorten. Es wären die ersteren bezüglich der Anlagen gewissermassen einseitige Mastformen, die verminderte Lebensenergie bedingen könnten, was scheinbar durch das Verhalten der neuesten Zuchtsorten bestätigt wird, die ja vielfach oft nach

wenigen Lebensjahren anfangen sollen „abzubauen“. Es will scheinen, dass die neuen, nur aus europäischem Material entstandenen Züchtungen gewissermassen Mastformen sind, bei denen der Character der „Mastform“ schon in den allerersten Aufbauelementen, den Genen, in Erscheinung tritt, was vielleicht ihre verminderte Widerstandskraft erklärt. Chromosomenmessungen an einer grösseren Zahl 48-chromosomiger südamerikanischer und europäischer Sorten in Verbindung mit eingehenden, auf grossen Serien aufgebauten Factorenanalysen, müssten darüber Aufschluss bringen.

ZUSAMMENFASSUNG

1) Das Genom der südamerikanischen-spec. der Perusorten der Kartoffel enthält mehr und zwar mehr dominante Gene, als dasjenige der Zuchtsorten aus den mittleren Breiten und befindet sich noch im ursprünglichen complexen Zustand. Das Genom der europäisch-nordamerikanischen Zuchtsorten dagegen ist das Ergebnis jahrhundertelanger Inzucht, als deren Folge der Gesamtbestand der der Species *Solanum tuberosum* s.l. eignenden Anlagen auseinandergetrennt und auf die verschiedenen Sorten des Formenkreises verteilt erscheint.

2) Die meisten im Perusortiment erkennbaren Anlagen sind auch im europäischen Sortiment erkennbar, doch treten hier die einzelnen Glieder der allelomorphen Reihen vielfach isoliert auf, sodass der ursprüngliche complexe Zustand gestört erscheint. Einzelne dominante Factoren scheinen aus dem europäischen Sortiment vollkommen verschwunden zu sein.

3) Homozygotie dominanter Gene scheint im Perusortiment rel. häufig und viele Merkmale dieser Sortengruppe sind epistatisch über die Merkmale der typischen europäischen Zuchtsorten.

4) Die Analogie der genetischen Thatsachen und der chemischen Eigenschaften der Kartoffelpigmente macht die Auffassung, die die Gene als Potenzen gelöster chemischer Substanzen ansieht, wahrscheinlich, fordert damit von der organischen Chemie eingehendste Durcharbeitung der Zusammensetzung dieser wichtigsten Nährpflanze der Welt, deren Analyse wenig über die wirtschaftlich wichtigsten Bestandteile hinausgediehen erscheint. Züchter und Genetiker brauchen genaueste Angaben über die chemische Zusammensetzung ihrer Arbeitsobjecte.

5) Die Gesamtzahl der in der Species *Sol. tuberosum* s.l. vorhandenen Factoren erscheint grösser als die mit europäischem Material durchgeführten Erbanalysen erweisen.

6) Züchterische Verwertung der in Südamerika häufigsten Kartoffelspecies *Sol. andigenum* Juz. et Buk. verspricht den europäisch-nordamerikanischen Genbestand zu bereichern und Möglichkeiten zur Verbesserung ihrer Qualität, Fleischfarbe, wirtschaftlichem Wert und verschiedenster biologischer Eigenschaften zu bieten.

In der vorstehenden Arbeit stammen Planung, Auswertung des Materiales und textliche Fassung von H. VON RATHLEF, Ausführung der Kreuzungen, Anzucht und Beobachtung der Sämlinge von H. SIEBENEICK. — Herrn Dr. L. D'ARMERO, Lima und den Herren S. P. VALLEJO-HUARÁS, Comision agronomica de Ancash, C. A. BARREDA, Chuquibambilla und der Landwirtschaftlichen Versuchstation in Kcaira bei Cuzco wird für Beschaffung des Sortenmateriales verbindlichst gedankt. Ebenso dankt Verfasser Herrn Dr. FUCHS-HALLE für die grosse Hilfe und reichen Rat bei der Bearbeitung der chemischen Probleme.

LITTERATURVERZEICHNIS

1. ASSEJEV, Frau T. Zur Genetic der Kartoffel. — Moskauer Landesversuchsstation Bull. 16—62 S. 1926 Russisch.
2. BARTOSCH, J. Untersuchungen über die Vererbung der Knollengestalt bei der Kartoffel. — Arb. Biologische Reichsanstalt XVIII 117—150 1930.
3. BLACK, W. Notes on the progenies of various potato hybrids. — Journ. of Genetics XXII. 1—43 1930.
4. BLACK, W. Studies on the inheritance of tuber colour in potatoes. Journ. of Genetics XXVII 319—339 1933.
5. BUKASSOV, S. Die kultivierten Pflanzen von Mexico, Guatemala und Columbien. — Trudy prikladnoi Bot. i pr. Sonderband 47 1930 Russisch mit englischer Zusammenfassung.
6. BUKASSOV, S. Revolution in der Kartoffelzüchtung. — Allrussisches Institut für Pflanzenbau 1933 Russisch.
7. BUKASSOV, S. The potatoes of South America and their breeding possibilities. — Trudy prikl. Botaniki i pr. Supplementband 58 146 S. 1933 Russisch und 154—192 Englisch.
8. BUSCH, A. Der Kartoffelbau. IV. Aufl. Hugo Voigt, Leipzig 1889.

9. KLAPP, E. Weitere Sortenunterschiede bei Kartoffeln. — Pflanzenbau V 107—117 1928.
10. KLEIN, G. Handbuch der Pflanzenanalyse. — Julius Springer, Wien. 1932 T. II. 2. Hälfte.
11. LUNDEN, AKSEL P. Undersøkelser over nedarvning av faktorer som bestemmer knollfarve, blomsterfarve og stengelfarve hos poteter samt lit om disse karakters korrelationsforhold. — Meldinger fra Norges Landbruks høiskole IX; 293—308 1929 Norwegisch.
12. LUNDEN, AKSEL P. Notes on Inheritance of flower and tuber colour in the potato. — Journ. of Genetics XXV 339—358 1932 English.
13. NILOV, B. Die Gesetzmässigkeiten in der Biosynthese der Pflanzen. — Trudy prikl. Bot. i pr. Ser. A. Nr. 7 1—34 1933 Russisch.
14. RYBIN, V. Karyologische Untersuchungen an einigen wilden und einheimischen kultivierten Kartoffeln Amerikas. — Zeitschr. f. inductive Abstammungslehre LIII. 313—354 1929.
15. RYBIN, V. Ergebnisse cytologischer Untersuchungen südamerikanischer kultivierter und wilder Kartoffeln und deren cytologische Bedeutung. — Trudy prikl. Bot. i pr. Ser. II. Nr. 21—100 1933 Russisch mit englischer Zusammenfassung.
16. SIRKS, M. J. The inheritance of some Anthocyan-Factors in the potato. Genetica XI. 293—328 1929 English.

INHERITANCE OF COLOURS AND POD CHARACTERS IN PHASEOLUS VULGARIS L.

by

R. PRAKKEN

Laboratorium voor Erfelijkheidsleer der Landbouwhoogeschool
Wageningen (Holland)

(*Manuscript received May 22d 1934*)

With 8 illustrations and 2 plates

TABLE OF CONTENTS

INTRODUCTION	178
CHAPTER I. STEM, FLOWER AND SEEDCOAT COLOURS	179
§ 1. <i>Introduction</i>	179
§ 2. <i>Present state of the factorial analysis of seedcoat colour</i> . .	180
§ 3. <i>The cross Fijne tros × Wagenaar</i>	181
a. Description of the parent plants and F_1	182
b. Segregation for stem and flower colours.	184
c. Seedcoat colour in the backcross F_1 with Wagenaar .	188
d. Analysis of the F_2	192
e. The „shine” factor Sh.	196
§ 4. <i>The choice of symbols</i>	198
§ 5. <i>Description of the seedcoat colours</i>	202
§ 6. <i>Relation between stem, flower and seedcoat colours</i>	213
§ 7. <i>Mottling</i>	216
CHAPTER II. POD CHARACTERS	230
A. Strength of the string	230
§ 1. <i>Previous investigations</i>	230
§ 2. <i>The methods used</i>	232
§ 3. <i>Description of the parent plants and F_1</i>	235
§ 4. <i>Analysis of the F_2</i>	239

§ 5. <i>F₃ generation and backcrosses</i>	242
B. Toughness of the pod wall	245
§ 1. <i>Previous investigations</i>	245
§ 2. <i>Description of the parent plants and F₁</i>	246
§ 3. <i>Segregation in F₂, F₃ and backcrosses</i>	250
SUMMARY	255
LITERATURE	259

INTRODUCTION

The parent plants used in this investigation are the french beans „Fijne tros” and „Wagenaar”.

„Fijne tros” is a rather late, whiteflowering, white-seeded pole bean, with non-parchmented, nearly stringless pods.

„Wagenaar” is an early bush bean, very pale rose-flowering and yellow-seeded; the pod is semi-parchmented and provided with an extremely strong string.

The main intention was to investigate the inheritance of the strength of the string. Besides other characters were investigated. As the segregation for seedcoat colour was rather intricate, its discussion takes up most of the space in this work. Length of stem and linkage relations will not be dealt with in this publication.

In 1930 I had at my disposal 48 F₂ plants, of which in 1931 and 1932 I grew the F₃ and F₄ progeny. Their analysis led to provisional results. In the same year 1930 I repeated the cross myself. The three F₁ plants (Fijne tros × Wagenaar) resulting from this cross formed the material for more extensive investigations.

These F₁ plants of 1931 (and those of '32) were on a large scale self-fertilized and backcrossed by the two parent plants. The castration of *Phaseolus* flowers is difficult to perform and even with accurate control of the stigma some pollen grains might be overlooked. I therefore castrated the flower buds already one or two days before they would have opened; one day after the castration they were pollinated after renewed close examination of the stigma. Among hundreds of backcross plants not a single individual has been found which was apparently due to self-fertilization of the F₁ mother plant. The discussion of the inheritance of seedcoat colours is mainly based upon the backcross with Wagenaar.

CHAPTER I

STEM, FLOWER AND SEEDCOAT COLOURS

§ 1. *Introduction*

Many factors for seedcoat colour have as yet been determined by the various investigators. It is, however, very difficult to find the connection between their investigations. In the first place the description of the colour types is often superficial. Secondly the greater part of the crosses contain rather few of the very numerous colours. And finally the connection between stem, flower and seedcoat colours has nearly always been neglected. After the analysis work of LAMPRECHT, the situation has become much more favourable, because we have now the disposal of a very accurately described material, which has been analysed for many factors.

It is for the following reasons that I venture to add the analysis of the cross *Fijne tros* × *Wagenaar* to the extensive material already known:

1. The analysis concerns seedcoat colour in connection with stem and flower colour.
2. The number of factors involved is rather great.
3. Backcrosses serve as a test for the factorial scheme.
4. The making of linkage investigations.

Points 1 and 2 make the comparability with earlier investigations fairly great. Therefore I have tried to limit the introduction of new factor symbols as much as possible although I am aware that only definite crosses could give certainty about supposed identity of factors.

§ 2. *Present state of the factorial analysis of the seedcoat colour.*

The factors for seedcoat colour as yet known may be classified as follows:

- a. Groundfactor.
- b. Complementary factors.
- c. Modifying factors.

a. *Groundfactor.*

This factor must be homozygous dominant or heterozygous for the seedcoat to be able to show colour. If the groundfactor, which I call P (SHULL, 1907b, p. 829) is recessive, the seedcoat and as a rule the flower too, are white. KOOIMAN (1931, p. 331) speaks of *ground- or ferment factor*, LAMPRECHT (1933, p. 313) of a *fundamental gene*.

b. *Complementary factors.*

The groundfactor alone does not produce colour. Colour only appears, if, besides the groundfactor P, there is at least one dominant „complementary” factor. Each of the complementary factors produces (in cooperation with the groundfactor P) a definite, mostly very pale seedcoat colour. More complementary factors together generally give a darker colour. This was for the first time analysed by KOOIMAN (1920), who adopted in the analysis of his cross between a yellow brown and a white race a groundfactor (A) and three complementary factors, his „*chromogenous factors*” B, C and D. LAMPRECHT was the first to give complete certainty about the existence of the two types of factors by crossing two coloured-seeded races, which gave in the F_2 -generation $1/16$ white-seeded plants. As yet LAMPRECHT has described six complementary factors or „*colour genes*”.

The consequences of these relations are:

1. White-seeded are all p-plants and also those P-plants in which all complementary factors are recessive.
2. If one or more complementary factors are homozygous dominant, the ratio white-seeded: coloured-seeded can only be 1 : 3 (P-plants).
3. If the groundfactor is homozygous dominant and none of the

complementary factors are homozygous dominant, the proportion of white-seeded plants is $\frac{1}{4^n}$, in which formula n is the number of heterozygous complementary factors.

4. If the groundfactor is heterozygous and again none of the complementary factors are homozygous dominant, the proportion of white-seeded plants is $\frac{1}{4} + \frac{1}{4^n} \times \frac{3}{4}$.

c. Modifying factors.

They only influence the colours produced by cooperation between groundfactor and complementary factors. The influence of such modifying factors (KOOIMAN 1931, p. 346: „intensifiers” E and F) may be rather general, but in other cases it is restricted to definite factor combinations.

These relations between ground-, complementary and modifying factors may be the cause of very intricate cryptomeric, epi- and hypostatic phenomena.

Here I have to mention some unexpected and as yet unexplained results of LAMPRECHT (1934*b*, p. 205). In his cross no. 38 between two coloured-seeded races, white-seeded plants appeared in the F_2 , in spite of the fact that both parents possessed the complementary factor C; and in cross 33 a good many more white ones appeared than was to be expected according to the groundfactor-complementary factors assumption. One of the parents in both crosses was the partly coloured („teilarbige”) race L 29. According to LAMPRECHT „verbleibt da vorläufig wohl nur die Annahme, dass es eine oder gewisse „Kombinationen von Genen für Teilfarbigkeit gibt, bei denen die „Ganze Testa ungefärbt verbleibt.”

§ 3. The cross *Fijne tros* × *Wagenaar*

The investigation of an F_2 (*Wagenaar* × *Fijne tros*) consisting of 48 plants and their F_3 and F_4 offspring (1930–1932) induced me to the provisional adoption of a factorial scheme. For the analysis to be given here I will, however, use the more extensive material, viz. F_1 , F_2 , F_3 and backcrosses with their progeny of the years 1931–1933. The provisional scheme was wholly confirmed by this analysis.

In this section colour names and factor symbols are used without ample explanation. The accurate description of the colour types and the justification of the choice of symbols will be given in the following sections. The colour numbers refer to the folding scheme table 31 and to the colour description in § 5.

a. Description of the parent plants and F_1

The Fijne tros race is white-seeded and white-flowering. Hypocotyl, cotyledons and stems are green without any trace of anthocyanin. Only at the base of the full grown pod very small violet spots occur.

The Wagenaar race has a yellowish seedcoat, shading (especially at the ventral side) sometimes to canary yellow; the hilumring (cf. fig. 1) is yellow brown; around the hilumring is a narrow violet corona. Cf. the colour description of no. 3 in § 5. Its flower colour is a very pale pink or lilac rose (Repertoire de Couleurs par R. OBERTHÜR 130, 1, 132, 1 and paler). At the base of the standard and wings the colour is somewhat darker (Rep. de Couleurs 187, 1, pale light lilac). Hypocotyl and cotyledons are partly covered with a rose anthocyanin colour (Rep. de Couleurs between

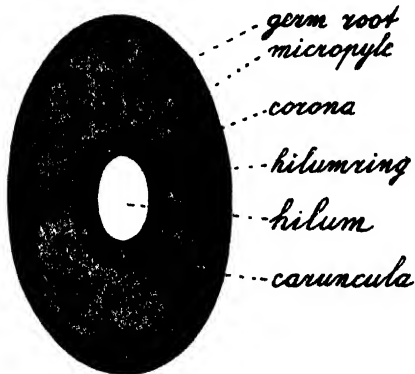


FIG. 1. Ventral side of a bean.

150, 3—4 and 118, 3; RIDGWAY, Color Standards, Plate XIII, 1' c). This cotyledon colour is brightest immediately after germination and vanishes about three days later. The anthocyanin colour of the hypocotyl appears about ten days after germination. The full grown pod is spotted with the same rose colour.

All F_1 plants have a black mottled seedcoat (fig. 2). Their flower colour is a light violet; the wings a little more reddish than Rep. de Couleurs 195, 1 (Violet Mauve); the standard 189, 2 (Bishops violet). Hypocotyl and cotyledons are partly covered with a very

conspicuous dark blue violet anthocyanin colour (Rep. de Couleurs between 199, 4 and 190, 4, often much darker; the paler

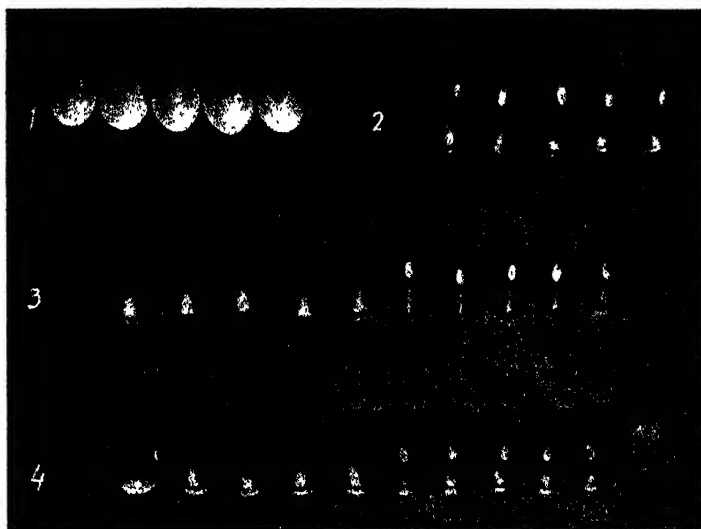


FIG 2

1. Fijne tros (white): pp JJ Sh Sh (or Sh sh) $\widehat{cM} \widehat{cM}$ GG BB VV.
2. Wagenaar (yellowish): PP JJ Sh Sh $\widehat{Cm} \widehat{Cm}$ gg bb vv.
- 3 F_1 (black mottled): Pp JJ Sh Sh (and Sh sh) $\widehat{Cm} \widehat{cM}$ Gg Bb Vv.
4. Dull black mottled F_2 plant with nearly colourless background (of family 55-2): P J sh $\widehat{Cm} \widehat{cM}$ G B V

colours 195, 4; RIDGWAY, Color Standards Pl. XLIV, between 69''' i and 65''' m). The stem is green, except for narrow violet spots at the nodes; the full grown pod is dark blue violet spotted.

Henceforward I will use the following indications:

	Stem colour	Flower colour
Fijne tros	green	white
Wagenaar	rose	pale rose
F_1	violet	violet-1.

b. Segregation for stem and flower colour

As to stem and flower colour in all generations only the following three plant types occur:

1. Green stem, white flower (white seedcoat).
2. Rose stem, pale rose flower (coloured seedcoat).
3. Violet stem, violet flower (coloured seedcoat).

As to the violet flower colour, in F_2 the violet-1 F_1 colour appears, but also darker types. Moreover some flowers are a little more reddish violet. The darker colours range between Rep. de Couleurs' 189, 2—3 (Bishops violet) and 180, 1—2 (Reddish violet). I tried to distinguish between the paler F_1 colour (violet-1) and darker colours (violet-2 and 3), but a sharp discrimination was impossible. The F_3 and F_4 generations, however, have shown that the violet-1 F_2 plants nearly always segregate into violet and pale rose, consequently are heterozygous; violet-2 and 3 plants do not segregate the pale rose type and therefore are homozygous.

The extension of the violet stem colour in the F_2 plants was extremely variable: sometimes only the cotyledons and hypocotyl showed small spots, whereas in other cases nearly the whole plant was violet.

The rose hypocotyl and cotyledon colour was not always found. With a view to investigating whether or not this rose colour may be totally lacking in pale rose flowering plants, I planted 1600 seeds of F_1 plants in flowerpots and examined the young plants twice closely, viz. about 2 days (cotyledons) and 10 days (hypocotyl) after their germination. Then I planted the green seedlings in the field and inspected the plants later on as to flower colour. It will be seen (table 1) that out of 262 rose plants only one had not been recognized by cotyledon or hypocotyl colour.

The numbers of the three plant types green, rose and violet approach the bifactorial 4 : 3 : 9 ratio, but there is a considerable shortage of rose. The F_3 families in table 2 show the same marked shortage of rose plants, together with a surplus of violet ones ($D/m = 2.59$). The tables 1 and 2 together give:

	white flower	pale rose flower	violet flower	total
Observed	816	540	1876	3232
Expected ratio 4 : 3 : 9 . .	808	606	1818	3232
D/m	0.32	2.97	2.06	

That is too few rose plants, too many violet ones (D/m still less than three, but very high!). The two factors involved are the „groundfactor” P (SHULL, 1907*b*, p. 829) and a „violet factor” which I call V (LAMPRECHT, 1932*a*, p. 177; JOHANNSEN, 1926 p. 443). Both races have a complementary factor J (LAMPRECHT, 1932*a*, p. 176) in common, as will be shown later on.

Fijne tros is: pp VV (JJ).

Wagenaar is: PP vv (JJ).

F₁ is: Pp Vv (JJ).

F₂ consists of 4 white flowering p plants, 3 pale rose flowering Pv plants and 9 violet flowering PV ones. Of these 9 PV plants 6 are Vv (violet-1) and 3 are VV (violet-2 and 3); according to table 2 actually found 567 violet-1 and 283 violet-2 and 3.

The backcrosses of F₁ with the parent plants agree with the bifactorial scheme for stem and flower colour.

Fijne tros × F₁ (pp VV × Pp Vv) gave the expected 1 : 1 ratio:

	white	violet-1 and 2	total
Observed . . .	81	78	159
Expected 1 : 1 .	79.50	79.50	
D/m	0.24		

The reciprocal cross, F₁ × Fijne tros gave 6 white and 4 violet. In both crosses not a single rose plant occurred.

Wagenaar × F₁ (PP vv × Pp Vv) gave:

	pale rose	violet-1	total
Observed . . .	42	40	82
Expected 1 : 1 .	41	41	
D/m	0.22		

Therefore no trace of certation! Neither white flowering plants nor violet-2 or 3 ones were found.

The reciprocal cross, $F_1 \times$ Wagenaar, showed a marked deficiency of rose plants:

	pale rose	violet-1	total
Observed . . .	96	124	220
Expected 1 : 1 .	110	110	
D/m	1.88		

The segregation for the factors P and V in the F_2 families is shown by tables 3—7. Table 3 contains the progeny of homozygous F_2 plants. The flower colour of all PP VV F_2 plants was violet-2; in their F_3 only violet-2 (and 3) occurred.

Table 4 of Pp vv plants; the agreement with the 1 : 3 ratio is quite satisfactory:

	white	pale rose	total
Observed . . .	75	229	304
Expected 1 : 3 .	76	228	
D/m	0.13		

Table 5 of Pp VV plants. One of the F_2 mother plants was classified as violet-1, three as violet-1—2 and five as violet-2. In the F_3 progeny the flower colour violet-1 was not found. All families together gave:

	white	violet	total
Observed . . .	64	187	251
Expected 1 : 3 .	62.75	188.25	
D/m	0.18		

Table 6 of PP Vv plants. Nearly all F_2 mother plants were noted as violet-1. The figures point to a clear monofactorial segregation.

There is no evidence of a possibly weaker constitution of rose PP vv plants as compared with violet PP Vv and PP VV ones.

	pale rose	violet	total
Observed . . .	88	264	352
Expected 1 : 3 .	88	264	
D/m	0.00		

The progeny of double heterozygous Pp Vv plants (table 7) showed very surprising results! In most of the families the number of rose plants is considerably lower than the expected $\frac{3}{16}$. Only in 7 families out of 41 it is $\frac{3}{16}$ or a little more. Summarizing the families, we obtain very high D/m values:

	white	pale rose	violet	total
Observed	297	166	751	1214
Expected 4 : 3 : 9	303.50	227.62	682.88	
D/m	0.43	4.53	3.94	

The percentage pale rose flowering plants is 13.67 instead of 18.75. In order to determine possible differences between Pp Vv plants (as to the number of rose plants in their progeny), I made (spring 1934) a second sowing of those families, which contained the lowest and the highest percentages of the rose plant type. Tables 8 and 9 show the results. The percentages of rose plants in the second sowings of both groups are nearly the same: 15.32 and 15.42. Therefore I conclude that the shortage of rose plants is a general characteristic of the F₂ and of probably all F₂ families of Pp Vv mother plants.

These „irregularities” are up to now unexplained. The segregation for stem and flower colour served as a foundation for the analysis of the seedcoat colour. The results I arrived at concerning the inheritance of seedcoat colour have not given me any indication as to the cause of the irregularities.

Of the 88 F_2 plants of which the progeny has been tabulated, there appeared to be (tables 3—7) 27 PP plants and 61 Pp ones (the expected ratio 1 : 2 is 29.3 and 58.7).

c. Seedcoat colour in the backcross F_1 with
Wagenaar

In all tables the columns for the seedcoat colours are found under the heading of the three stem and flower colour types, since with each of them specific seedcoat colours correspond, i.e. the factors P and V for stem and flower colour are just as well factors for seedcoat colour.

As the Vv plants can only be distinguished from the VV ones by the flower colour and not by the seedcoat colour, only the three plant types

green stem (white flower),
rose stem (pale rose flower) and
violet stem (violet-1, 2 or 3 flower)

are used in the tables.

The backcross $F_1 \times$ Wagenaar ($Pp Vv \times PP vv$) and the reciprocal one contain among the rose v plants 4 seedcoat colour types, which show a strongly marked difference. They are called:

yellowish (the Wagenaar-colour),
orange (yellow brown),
greenish brown and
brown.

Among the violet V plants only 2 seedcoat colour types can be easily distinguished, viz.:

violet and
black.

The violets are partly pure violet, partly rather brown violet. As I could not yet distinguish these two violet types at the time when I analysed the first backcrosses, I have taken them together as violet.

In each colour class there occur (table 10) about as many plants with mottled as with selfcoloured seeds; the dark pattern of the mottled seeds has the same colour as the selfcoloured ones. In each colour class, except for the pale yellowish, the mottled seeds are easy to discover.

It appears (bottom rows of table 10) that the numbers of the six

colour types are in accordance with the ratio 1 : 1 : 1 : 1 : 2 : 2.

	observed	expected	D/m
yellowish . . .	38	37.75	0.04
orange	31	37.75	1.17
greenish brown	28	37.75	1.69
brown	41	37.75	0.56
violet	90	75.50	1.93
black	74	75.50	0.20

It seems to be (leaving for the present the mottling out of consideration) a trifactorial backcross, the Wagenaar race (yellowish) being recessive for each of these three factors. One of the three is of course the factor V. The other two factors must be responsible for the four seedcoat colour types among rose plants. The difference between violet and black seedcoat must depend upon one of these two factors, whereas the influence of the other one is inconspicuous in the violet class (brown violet and pure violet) and hardly or not at all perceptible in the black colour class (the black of some plants is a very dark chrome green, cf. p. 199 and p. 210).

The progeny of the selfcoloured backcross plants exactly confirmed the trifactorial conception. All plants must be recessive or heterozygous concerning the three factors involved. As to the groundfactor, part of the backcross plants appeared to be PP, the other part Pp. As I have not found any indication of linkage between P and those three factors, I have counted together the coloured-seeded offspring of PP and Pp plants and left the white-seeded offspring out of consideration. The signification of the homozygous dominant factors JJ and Sh Sh and of the linked factors $\widehat{CM} \widehat{CM}$ in the formulae of the genotypes in tables 11—18 will be explained later.

Selfcoloured yellowish (table 11) does not segregate (except white).

Selfcoloured orange (table 12) segregates into:

	observed	expected 1 : 3	D/m
yellowish . . .	1	4	1.73
orange	15	12	

This „orange factor” I call G (LAMPRECHT 1932a, p. 177; LUNDBERG and ÅKERMAN 1917).

Selfcoloured greenish brown (table 13) segregates into:

	observed	expected 1 : 3	D/m
yellowish.	6	5	0.50
greenish brown	14	15	

This „greenish brown factor” I call B (LAMPRECHT 1932a, p. 177; JOHANNSEN 1926 p. 443).

The constitution of the diverse backcross plants for the factors G, B and V is:

yellowish:	gg bb vv (no. 3; Wagenaar colour).
orange:	Gg bb vv. (no. 9)
greenish brown:	gg Bb vv. (no. 15)
brown:	Gg Bb vv. (no. 21)
violet:	gg bb Vv. (no. 6)
brown violet:	Gg bb Vv. (no. 12)
black:	gg Bb Vv (no. 18) and Gg Bb Vv. (no. 24)

Selfcoloured brown (Gg Bb vv; table 14) segregates into:

	formula	observed	expected 1 : 3 : 3 : 9	D/m
yellowish. . .	g b v	4	7.44	1.30
orange	G b v	25	22.31	0.64
greenish brown	g B v	24	22.31	0.40
brown	G B v	66	66.94	0.17

Family 491 does not segregate yellowish and orange, but this family is very small.

Selfcoloured violet (gg bb Vv; table 15) segregates into:

	formula	observed	expected 1 : 3	D/m
yellowish. . .	g b v	16	15	0.30
violet	g b V	44	45	

Selfcoloured brown violet (Gg bb Vv; table 16) segregates into:

	formula	observed	expected 1:3:3:9	D/m
yellowish. . .	g b v	1	1.63	0.51
orange	G b v	1	4.87	1.90
violet	g b V	4	4.87	0.44
brown violet .	G b V	20	14.63	2.12

Selfcoloured black (gg Bb Vv; table 17) segregates into:

	formula	observed	expected	D/m
yellowish. . .	g b v	3	3.37	0.21
greenish brown	g B v	10	10.13	0.05
violet	g b V	16	10.13	2.05
black	g B V	25	30.37	1.47

These black-seeded mother plants were recessive for the factor g. Their colour was somewhat greenish black and in family 513 I found among the „black” offspring 4 plants with a blackish chrome green seedcoat colour. In some other families too these greenish black seeds appeared, but as a rule they did not show a strongly marked difference with the pure black ones (cf. p. 199 and p. 210).

One selfcoloured black backcross plant (table 18) segregates according to all three factors and therefore is Gg Bb Vv:

	formula	observed	expected 1:3:3:9:12:36
yellowish	g b v	1	0.31
orange	G b v	0	0.94
greenish brown .	g B v	0	0.94
brown	G B v	3	2.81
violet	g b V and G b V	4	3.75
black	g B V and G B V	12	11.25

The colourtypes dealt with above could always be nicely discriminated (except for violet and brown violet). As to the factors ascertained up to now, the parent plants have the following constitution:

Fijne tros: pp GG BB VV.

Wagenaar: PP gg bb vv.

d. The analysis of F_2

Cf. the upper half of the folding scheme table 31.

The analysis of the backcross with Wagenaar has been treated before that of the F_2 generation, because in the backcross and its progeny all the six main colourtypes (or seven, if violet and brown-violet are separated) could be nicely discriminated and complete certainty could be obtained as to the influence of the factors G, B and V. The mottling I left out of consideration.

The mottling I have to deal with is the so-called ever-segregating-mottling, i.e. mottled plants never breed true, but they always segregate into mottled and selfcoloured in the ratio 1 : 1.

In all F_2 families together I found:

463 mottled-seeded plants and

465 selfcoloured ones.

It was already shown by SHAW and NORTON (1918), KOOIMAN (1920) and especially by LAMPRECHT (1932a) that every mottled plant of this type always segregates into mottled plants and two selfcoloured types. One selfcoloured type corresponds with the „background colour” of the mottled seed, the second with its „dark pattern colour.” The ratio between the three colour types is always:

1 background colour,

2 mottled,

1 dark pattern colour.

KOOIMAN and LAMPRECHT therefore suppose that this mottling depends upon the heterozygous state of their (complementary) factor B, resp. C:

background colour type cc (resp. bb);

mottled seeds Cc (resp. Bb);

dark pattern colour type CC (resp. BB).

My view of this type of mottling is that it is due to a factor M for mottling which only works in connection with the dominant factor

C (= B of KOOIMAN), i.e. M locally suppresses the action of C; these two factors are absolutely (or nearly absolutely; cf. p. 227) linked. The outcome of this view will be dealt with in § 7 on mottling.

According to this view one parent must be $\widehat{Cm} \widehat{Cm}$, the other $\widehat{Cm} \widehat{Cm}$; $F_1 \widehat{Cm} \widehat{Cm}$, i.e. mottled. Segregation in F_2 :

- 1 $\widehat{Cm} \widehat{Cm}$: background colour type,
 2 $\widehat{Cm} \widehat{Cm}$: mottled,
 1 $\widehat{Cm} \widehat{Cm}$: dark pattern colour type.

Which parent was $\widehat{Cm} \widehat{Cm}$, which $\widehat{Cm} \widehat{Cm}$?

It has been mentioned above that in the backcross of F_1 with Wagenaar in each of the colourclasses there occur about as many plants with mottled as with selfcoloured seeds. In all cases the latter colour is the dark pattern colour of the corresponding mottled seeds. (In the yellowish class the selfcoloured and mottled seeds could not be nicely discriminated). The numbers are (table 10):

	observed	expected	D/m
yellowish (mottled + selfcol.) . . .	38	37.75	0.04
orange { mottled.	14	18.87	1.16
{ selfcol.	17	18.87	0.45
greenish brown { mottled.	15	18.87	0.92
{ selfcol.	13	18.87	1.39
brown { mottled.	19	18.87	0.03
{ selfcol.	22	18.87	0.74
violet { mottled	50	37.75	2.12
{ selfcol.	40	37.75	0.39
black { mottled	38	37.75	0.04
{ selfcol.	36	37.75	0.30

Therefore:

Wagenaar is: PP $\widehat{Cm} \widehat{Cm}$ gg bb vv
 Fijne tros is: pp $\widehat{Cm} \widehat{Cm}$ GG BB VV.
 F_1 is: Pp $\widehat{Cm} \widehat{Cm}$ Gg Bb Vv.

And the backcross $F_1 \times$ Wagenaar is $\widehat{Cm} \widehat{Cm} \times \widehat{Cm} \widehat{Cm}$, resulting in

1 $\widehat{Cm} \widehat{Cm}$ (dark pattern colour) } in each colour type.
 1 $\widehat{Cm} \widehat{Cm}$ (mottled)

Other colour types than the six (or seven) types of the backcross F_1 with Wagenaar did not occur in the F_2 (except for one family which will be discussed sub e). I may conclude from this that both races in their genetical constitution only differed as to factors already discussed.

In the backcross with Wagenaar, however, in each „colour-class” only two types occurred, whereas in F_2 I could distinguish in each „colour class” the expected three types: $\widehat{cM} \widehat{cM}$, $\widehat{Cm} \widehat{cM}$ and $\widehat{Cm} \widehat{Cm}$.

In the 4 colour classes among the pale rose flowering v plants (yellowish, orange, gray-greenish brown and brown) the difference between the two selfcoloured types, $\widehat{cM} \widehat{cM}$ and $\widehat{Cm} \widehat{Cm}$ is not very conspicuous; the $\widehat{cM} \widehat{cM}$ background colours generally are somewhat paler.

Especially in the yellowish class the difference between the three types is often so inconspicuous that in F_2 (and some other families) all three colour types had to be counted together. Cf. the colour description of the nos. 1, 2 and 3 in § 5.

The mottled seeds in the orange colour class can always be clearly distinguished from the two selfcoloured types. Yet the discrimination between these two types is very difficult in some cases. Again I must refer to the description in § 5 (nos 7, 8 and 9).

Exactly the same applies to the brown colour class: mottled seeds easy to find, discrimination of the two selfcoloured types difficult. Cf. description of the nos 19, 20 and 21.

In the gray-greenish brown colour class there is a marked difference between the two selfcoloured types: the background colour $\widehat{cM} \widehat{cM}$ is grayish brown, the dark pattern colour $\widehat{Cm} \widehat{Cm}$ more greenish brown. See description of the nos 13, 14 and 15.

In the violet flowering V plants the mottling of the violet seeds and of the black ones is often very conspicuous and naturally the difference between the $\widehat{cM} \widehat{cM}$ and $\widehat{Cm} \widehat{Cm}$ colour types as well! The $V \widehat{cM} \widehat{cM}$ background colour types are only partially tinged with violet or blue. These tinges are darkest at the ventral side (hilumring side) near the caruncula and the germ root; their extension and intensity are extremely variable for seeds of the same plant! The non-tinged parts have exactly the same

colour as the corresponding $\widehat{cM} \widehat{cM}$ types among v plants: pale yellowish, pale orange, gray brown and brown.

The violet and bluish tinges of these 4 $V \widehat{cM} \widehat{cM}$ background colour types are not equally strong in all plants and in some plants even totally lacking. In the latter case the difference between the $V \widehat{cM} \widehat{cM}$ colours and their corresponding v colour is hardly perceptible; the hilum colour of the v types, however, is always brighter.

As to the lack of these violet and bluish tinges in $V \widehat{cM} \widehat{cM}$ plants I have found indications that it depends upon the recessiveness of one factor, the heterozygous forms being intermediate; there is, however, no certainty about it, because of the extremely high variability of the tinges. The influence of this factor should be hardly or not at all perceptible in the other colour types.

For the description of these four variable background colours I may refer to the nos. 4, 10, 16 and 22.

The colours discussed so far and the factors involved in the segregation are to be found in the upper half of the folding scheme in table 31. The lower half of the scheme will be dealt with sub e).

Table 19 shows the numbers actually found in the F_2 generations. For the expected ratio in 1024 plants cf. the scheme opposite the table. Under each „colour class” the three types belonging to it are found, each indicated by its colour number. It should be remarked that the nos. 16 and 22, $V \widehat{cM} \widehat{cM}$ background colours, under the heading „black”, are not black at all! And that in the „violet” $V \widehat{cM} \widehat{cM}$ background colour nos 4 and 10 the violet or bluish tinge may be totally lacking. — There is an entire agreement of all colour types with the theoretically expected numbers. There seems to be no linkage between the colour factors $P, \widehat{Cm} (\widehat{cM}), G, B$ and V .

Table 20, derived from table 19, shows the F_2 segregation (in coloured seeded plants) concerning the factors $\widehat{Cm} (\widehat{cM}), G, B$ and V . The ratio mottled: selfcoloured is exactly 1 : 1 (463 and 465). The numbers in the column of the „total numbers coloured” very nearly approach the theoretically expected ratio 1 : 3 : 3 : 9 : 3 : 9 : 36 between the colour classes yellowish, orange, gray greenish brown, brown, „violet”, „brown violet” and „black”.

To conclude, I give (table 21) the monofactorial ratios in coloured-seeded plants for the factors G, B and V , again derived from table 19.

The numbers are:

	observed		expected 1 : 3		D/m
g — G:	150	408	139.50	418.50	1.02
b — B:	235	707	235.50	706.50	0.04
v — V:	235	707	235.50	706.50	0.04

As to the F_2 I may point to table 22. This table and tables 22—27 of the progeny of mottled backcross plants of F_1 with Wagenaar require no further discussion.

The backcross $F_1 \times$ Fijne tros is in perfect agreement with the above analysis.

Fijne tros: pp (JJ Sh Sh) $\widehat{cM} \widehat{cM}$ GG BB VV.

Wagenaar: PP (JJ Sh Sh) $\widehat{Cm} \widehat{Cm}$ gg bb vv.

F_1 Pp (JJ Sh Sh) $\widehat{Cm} \widehat{cM}$ Gg Bb Vv.

The backcross of F_1 with Fijne tros therefore must be:

$\frac{1}{2}$ pp: white.

$\frac{1}{2}$ Pp (JJ Sh Sh) G B V: $\left\{ \begin{array}{l} \frac{1}{4} \widehat{Cm} \widehat{cM}: \text{mottled black.} \\ \frac{1}{4} \widehat{cM} \widehat{cM}: \text{background colour of mottled} \\ \text{coloured} \quad \text{black, i.e. brown with (or without) bluish} \\ \quad \quad \quad \text{tinge.} \end{array} \right.$

The numbers are:

	white	mottled black	brown with (or without) bluish tinge
Observed	77	34	40
Expected 2 : 1 : 1	75.50	37.75	37.75
D/m	0.22	0.70	0.42

e. The „shine” factor Sh

One of the three large F_2 families in 1932 (55-2) showed the same colour types as the two other families (55-4 and 55-6), but also many additional ones: 55-2 segregated moreover for another factor, for which I use the new symbol Sh (derived from shine). The F_1 plants 55-2 and 55-4 originated from the same cross; probably the Fijne tros parent plant will have been heterozygous for this factor.

All colours discussed above were Sh; they are represented by the upper half of table 31, the sh types by the lower half.

a. All sh sh $\widehat{Cm}\widehat{Cm}$ dark pattern colours (columns III and VI) are somewhat paler than the corresponding Sh Sh (or Sh sh) dark pattern colours and especially less shiny, often even dull or dead. Between the numbers 27 and 33 I could hitherto not sharply distinguish: both colours probably are of a pale yellow. The other colours may be indicated by the same colournames as the corresponding Sh types: dull greenish brown (39), dull brown (45), dull violet (30 and 36) and dull black (42 and 48). In some cases discrimination between the corresponding Sh and sh types is hardly feasible.

b. All sh sh $\widehat{cm}\widehat{cm}$ background colour types (columns I and IV) have a yellow-brown hilum ring, but for the rest their seedcoat is nearly colourless. For their indication I use the name „hilum ring type”.

So the influence of the factors G, B and V upon these sh sh $\widehat{cm}\widehat{cm}$ background colour types is hardly or not at all perceptible. The nos of column I (= v; nos 25, 31, 37 and 43) may be distinguished by their brighter hilum ring colour from the nos 28, 34, 40 and 46 (= V) in column IV. Some plants of the latter have a gray greenish blue tinge near the caruncula and the germ root, but the tinged part is always extremely small, never extending over the greater part of the seedcoat as the violet or bluish tinge in the corresponding Sh colour nos 4, 10, 16 and 22.

c. The mottled sh sh $\widehat{Cm}\widehat{cm}$ types of columns II and V naturally have a less shiny (dull) dark pattern colour and a nearly colourless background, by which they are clearly distinguishable from the corresponding Sh types in the upper half of the columns (cf. fig. 2, p. 183).

As to the actual numbers found in F_2 family 55-2 I have to remark that in table 29 I combined different colour types, because there were some difficulties in the classification. As to the factors V and Sh there occurred among coloured-seeded plants:

	v sh	v Sh	V sh	V Sh	Total
	7	22	42	83	154
Expected 1 : 3 : 3 : 9	9.6	28.9	28.9	86.6	

The general shortage of pale rose-flowering v plants is high in this family. There are too many V sh plants.

Perhaps the numbers point to a weak linkage between the factors V and sh. The constitution of Sh F₂ plants suggests the same. According to their F₃ there appeared to be:

among 6 v Sh F₂ plants: 4 Sh sh and 2 Sh Sh.

among 12 V Sh F₂ plants: 11 Sh sh and only 1 Sh Sh.

In F₃ all sh sh F₂ plants bred true for this factor. The 15 segregating F₃ families (of Sh sh F₂ plants; table 30) gave among coloured-seeded plants 89 sh and 211 Sh (expected 75 and 225).

I never found clear indications of another segregation into white- and coloured-seeded but the 1 : 3 ratio. Even the most recessive colour number (hilumring type no. 25) is not white-seeded. I obtained this colour number, which is recessive for all the factors discussed (sh, c, g, b, v) in two F₃ families. Therefore, at least one complementary factor is homozygous dominant in all plants. This „hilumring factor” I called J (LAMPRECHT, 1932a, p. 176). This factor J is responsible for the fact that coloured seeds with colourless hilumring never occurred, although the complementary factor C (= B of KOOIMAN) produces with P, according to LAMPRECHT and KOOIMAN, a pale sulphurous or citrine yellow seedcoat with a colourless hilumring.

§ 4. *The choice of symbols*

A long time I have hesitated before I could make up my mind concerning factor names and symbols. In the course of my investigations I used the following names, some of which indicate in a suitable way the general or most conspicuous influence of the dominant factor; other names have been chosen more arbitrarily with a view to their influence upon one definite recessive genotype.

Groundfactor	P
Hilumring factor (homozygous dominant)	J
Shine factor.	Sh
Factor pair for mottling	Cm (cM)
Orange factor	G
Gray-greenish brown factor	B
Violet factor	V

Had I to use new symbols now, derived e.g. from the names given above? I have not done so (except for Sh) but I have taken as far as possible symbols already used by other investigators, at the risk of the same symbol being used for different factors.

As a symbol for the groundfactor the letter P was first used (by SHULL, 1907 *b*, p. 829).

The letter M for mottling was used by SHULL (1908), EMERSON (1909*a*) and TSCHERMAK (1912). In my opinion the same factor M is involved in true-breeding and in ever-segregating mottling (cf. § 7).

The colours in the upper half of my scheme are the same or almost the same as the J colours described by LAMPRECHT.

His P J C colours:

Schamois	P J C g b v.
Bister	P J C G b v.
Münzbronze	P J C g B v.
Mineralbraun, dunkel	P J C G B v.
Veilchenviolett, dunkel	P J C g b V.
Kastanienbraun	P J C G b V.
Schwarz	{ P J C g B V.
	{ P J C G B V.

correspond with my P J Sh $\widehat{\text{Cm}}$ colours:

Yellowish	P J Sh $\widehat{\text{Cm}}$ g b v (no. 3).
Orange	P J Sh $\widehat{\text{Cm}}$ G b v (no. 9).
Greenish brown	P J Sh $\widehat{\text{Cm}}$ g B v (no. 15).
Brown	P J Sh $\widehat{\text{Cm}}$ G B v (no. 21).
Violet	P J Sh $\widehat{\text{Cm}}$ g b V (no. 6).
Brown-violet	P J Sh $\widehat{\text{Cm}}$ G b V (no. 12).
Black	{ P J Sh $\widehat{\text{Cm}}$ g B V (no. 18).
	{ P J Sh $\widehat{\text{Cm}}$ G B V (no. 24).

Even LAMPRECHT's typical colour: Chromgrün-Schwarz: PP CC JJ gg Bb Vv was found in my material (cf. p. 189, p. 191 and p. 210).

I therefore used the same factor symbols J, C, G, B and V, supposing that my factors are identical with those of LAMPRECHT. In § 5 his colour descriptions are compared with my own. The main difference concerns the gray greenish brown colours depending on the factor B: my colours 13 and 15 are somewhat darker and more greyish than LAMPRECHT's corres-

ponding colours: „Havannabraun“ and „Münzbronze“. My colour nos 4 and 16 (V c colours of column IV) are the only two J colours which up to now have not been described by LAMPRECHT. Their character (tinged with violet or blue; extremely variable) fits in very well with that of the V c colours „Ageratumbrau“ (my no. 10) and „Graulich Indigo“ (my no. 22) of LAMPRECHT.

According to the latter all these factors are complementary ones. I must emphasize here again that it was not possible for me to judge about the complementary or modifying character of the factors involved in my cross, because at least one complementary factor was homozygous dominant.

About the influence of his complementary factors J, C, G, B, V and R LAMPRECHT says (1933 p. 251): „Die verschiedenen Kombinationen der genannten sechs Gene verursachen meistens mehr oder weniger dunklere Töne als einer reinen Mischung der jedem dieser Gene (zusammen mit P) entsprechenden Farben zukommen würde. Hier bestehen in sofern keine bestimmten Regeln, als etwa dem Hinzukommen eines bestimmten Gens zu irgendwelchen anderen Kombinationen eine bestimmte Wirkung entsprechen sollte. Es kommt hierbei stets auf die Kombination in ihrer Gänze an, welche Farbe erzielt wird“.

I might, however, remark that we may speak of a „general“ or „definite“ influence of some factors, at least on groups characterized by definite genotypical constitutions.

Having adopted those symbols for the colours in the upper half of the scheme, I was obliged to take the new symbol Sh-sh to indicate the difference between the shiny colours on the one side and the hulumring type and dead colours on the other side. This factor Sh is supposed to be a modifying factor which is homozygous dominant in all LAMPRECHT's colours.

It is noteworthy that nearly all jj CC colours described up to now by LAMPRECHT are dead or dull colours. Cf. his description of „Steinfarbig“ (1932c. p. 4), „Ambraweisz“ (1933 p. 255), „Russgrün“ (1933 p. 256) and „Mattmünzbronze“ (1933 p. 257). In all these cases he mentions „mattes aussehen“ oder „matte Oberfläche“. At first I was therefore inclined to ascribe my sh colours to the recessiveness of the factor J. Then I should be obliged to assume a complementary factor (other than J) which is homozygous dominant in all my plants and

causes, with P, my hilumring type no. 25, if all other factors involved in my cross are recessive.

The complementary factor D of KOOIMAN (1920, 1931) produced, if no further complementary factors were present, with P beans of the same appearance as my hilumring type (his „ecru”). Together with other complementary factors (B and C of KOOIMAN) it „makes the colours but slightly darker and more greyish” (TJEBBES 1931 p. 185).

If we suppose this factor D of KOOIMAN to be present together with J in my Wagenaar race, the latter should be of the constitution PPDD JJ \widehat{CmCm} gg bb vv. D, J and C are complementary factors, of which C (= B of KOOIMAN) without D and J produces (together with P) a pale sulphurous or citrine yellow seedcoat without coloured hilumring. D or J each cause (together with P) a very pale seedcoat colour with brown or yellow brown hilumring.

SIRKS (1922a, p. 110) however, crossed a „Wagenaar” line with a „Citroen” (lemon-coloured) bean, the latter „without or at most with a bluish navelring” (this „bluish navelring” apparently is a corona). The Wagenaar race is „immediately after harvesting „lemon-coloured with a brown navelring, but soon the lemoncolour „changes into greyish yellow and a year afterwards the seeds are „entirely yellowish-brown”. The colour of „Citroen” does not change. Cf. his col. Pl. II nos 18 and 22. The F_1 is of the Wagenaar type. The F_2 segregation is unifactorial: 30 „Citroen” and 99 „Wagenaar”. (The factor involved is according to SIRKS perhaps the same as D of KOOIMAN). I therefore left off ascribing to the Wagenaar-race the constitution PPDD JJ \widehat{CmCm} gg bb vv, because in that case in a cross of my Wagenaar race with „Citroen”, the type without a coloured hilumring would appear in F_2 according to the bifactorial ratio 1 : 15, instead of the ratio 1 : 3 in the cross of SIRKS. Consequently I assumed all my plants to be JJ and for the unifactorial difference between „shiny” colours on the one side and „less shiny” colours together with „hilumring type” on the other side, the modifying factor Sh-sh was adopted.

The differences between „Citroen” and „Wagenaar” of SIRKS are nearly the same as those between the colours

„Geschwefeltes Weisz” PC j g b v and

„Schamois” PC J g b v

of LAMPRECHT. „Geschwefeltes weiss ist eine sehr konstante Farbe und verändert sich auch bei jahrelangem Aufbewahren nur wenig“. And „Schamois verändert sich beim Aufbewahren sehr schnell, es wird viel dunkler und der oben erwähnte, zuweilen stark kanariengelbe Ton verschwindet vollkommen“ (LAMPRECHT 1932a, p. 172).

This makes it all the more probable that we are right in identifying the factor D of SIRKS with the factor J of LAMPRECHT.

To conclude with the formulae of the races used in my cross are:

Fijne tros: pp JJ Sh Sh \widehat{cM} \widehat{cM} GG BB VV

(one parent plant: pp JJ Sh sh \widehat{cM} \widehat{cM} GG BB VV)

Wagenaar: PP JJ Sh Sh \widehat{Cm} \widehat{Cm} gg bb vv.

§ 5 *Description of the seedcoat colours*

These descriptions were made in December 1933 towards the end of the investigations. At that time I had kept a sample of seeds of each plant. In each of the colours described here a considerable variation is found, partly due to individual variation of seeds of one and the same plant, but no doubt for the other part depending on genetical differences (not the same as the factors described) between individuals belonging to the same type. Especially for the PJ Sh \widehat{cM} \widehat{cM} colour nos 4, 10, 16 and 22 the variation in the amount of the bluish or violet tinge is partly individual, partly genetic.

The Sh colours (1—24) of the upper half of the scheme (table 31) are first described. Between brackets the colour name of the corresponding type of LAMPRECHT is given. The colour types corresponding with my nos 4 and 16 have up to now not been described by him. For the colour description I have used:

1. R. RIDGWAY, Color Standards and Color Nomenclature (1912), referred to as C. S; and

2. R. OBERTHÜR, Repertoire de Couleurs (1905), referred to as R.C.
The order of description of the Sh colours is:

\widehat{cM} \widehat{cM} : background colour type

\widehat{Cm} \widehat{Cm} : the corresponding dark pattern colour type.

\widehat{Cm} \widehat{cM} : the mottled type.

1. PJ Sh \widehat{cM} \widehat{cM} g b v; pale yellowish.

(cf. LAMPRECHT: Rohseidengelb, 1932a, p. 172).

The common colour is C.S. Pl. XV 17'e (Light Buff — Warm Buff);

R.C. 66, 2—4 (Pale Ecru) or between this colour and 138,3 (Salmon flesh). The yellower shades are not always easily distinguishable from no. 3 (cf. LAMPRECHT 1932*a*, p. 172); they almost correspond with C. S. Pl. XXX 19"*e* (Cartridge Buff-Cream Buff); R.C. almost 36,2 (Maize Yellow). Hilumring C.S. Pl. III 13 j (Xanthine Orange-Amber Brown); R.C. 318,2—328,3 (Rust red-Bistre).

In process of time this colour grows darker and darker. After 1 year: C.S. Pl. XXIX 16" b (Pinkish Cinnamon-Cinnamon Buff); R.C. 307,1—309,1 (Dark fawn-Buff.) After 2 years: C. S. Pl. XV 13' j (Tawny-Russet); R.C. 308,2 (Fawn).

All these colours correspond with those given by LAMPRECHT.

3. P J Sh $\widehat{Cm}\widehat{Cm}g b v$; yellowish.

The „Wagenaar" race.

(cf. LAMPRECHT: Schamoïs, 1932*a*, p. 172).

For the Wagenaar race a difference in colour is characteristic between the hilum side and the opposite dorsal side of the seed. Dorsal side C.S. Pl. XXX 19" d (Cream Buff) but a shade paler, or Pl. XVI 19' d (Naples Yellow); R.C. 325, 1 (Shamoïs). Hilumside C.S. Pl. XVI 23' (Strontian Yellow); R.C. 17, 3—4 (Canary Yellow). The shamoïs and yellow are not sharply separated; transition colours occur. The canary yellow colour is very variable in its extension; sometimes it may be restricted to a very small spot close to the hilumring. Hilumring C.S. Pl. III between 13 k and 15 i (Amber Brown-Mars Yellow); R.C. 316, 3—4 (Mars Yellow) or 328,3 (Bistre).

This colour too grows rapidly darker. After 1 year dorsal side C.S. Pl. XXIX 17" a (Cinnamon Buff-Clay Colour), R.C. 325,4 (Shamoïs); hilum side between C.S. Pl. XXX 21" and Pl. XVI 23'. After 2 years dorsal side C. S. Pl. XXIX 15" k (Cinnamon-Sayal Brown); R.C. 309, 2—3 (Buff.).

The above description concerns the pure Wagenaar race. F₂-individuals with the same P J Sh $\widehat{Cm}\widehat{Cm}g b v$ constitution often show a less marked difference between the shamoïs and the canary yellow. — The Wagenaar race has a narrow violet corona (cf. fig. 1, p. 182), which in older seeds is gray brown.

2. P J Sh $\widehat{Cm}\widehat{Cm}g b v$; yellowish mottled, 3/1.

(cf. LAMPRECHT: Schamoïs/Rohseidengel b).

Dark pattern colour as number 3 on groundcolour as number 1;

henceforward indicated as mottled 3/1, analogous to LAMPRECHT's mode of indication. The mottling of no. 2 is often very difficult to distinguish! For this reason I was often obliged to take the colours 1, 2 and 3 together. Many investigators have probably overlooked this mottled type (MIYAKE c.s., 1930).

4. P J Sh $\widehat{cM} \widehat{cM} g b V$; pale yellowish tinged with plumbago violet.

(LAMPRECHT: as yet not described).

Extremely variable colour, just as nos 10, 16 and 22; especially with respect to the extension of the violet tinge. This tinge may be more or less clouded and is always deepest at the ventral side near the caruncula. On the same plant there may occur seeds that are almost entirely deep gray violet and others almost without any bluish tinge. The colour without blue is C.S. Pl. XV 16' (Pale Ochraceous Buff-Light Buff); R.C. 66, 1—3 (Pale Ecru). The blue violet tinge is C.S. Pl. XLIX 53''' a—c, 57''' a—c and Pl. L 6''' a—c (Violet Plumbeous, Light Varley's Gray, Deep Plumbago Gray); in R.C. less accurately represented; 204, 2—3 (Violet blue) is the nearest colour, but too bright. Hilum ring C.S. Pl. XV 15' i (Ochraceous Tawny) and paler; the darker types 13' i (Tawny); R.C. 324, 2—4 (Hazel), the darker colours less bright than 321, 3 (Dead leaf).

6. P J Sh $\widehat{Cm} \widehat{Cm} g b V$; violet.

(cf. LAMPRECHT: Veilchenviolet, 1932a, p. 174).

In its brightest shade a little darker than R.C. 192, 4 (Violet purple); mostly much darker, with transition to 347, 4 (Violet black); C.S. Pl. XI 61 n (fluorite Violet-Black), Pl. XXV 61' m, 63' m, 65' m (Dark violet colours) and darker. Hilum ring about the same colour, but the corona (cf. fig. 1) is nearly always paler and more brownish.

Paler types occur as well, especially on badly ripened plants. LAMPRECHT (1932a, p. 174) says about this colour: „Schlecht ausgereifte Samen zeigen so grosse Unterschiede in der Farbe, dass sie „ohne besondere Kenntnis der Verhältnisse in der Regel nicht zu „erkennen sind“. I could nearly always clearly distinguish the violet colour no. 6 from the black.

5. P J Sh $\widehat{Cm} \widehat{cM} g b V$; violet mottled, 6/4.

(LAMPRECHT: so far not described).

Owing to the great variability in the extension of the violet tinge of background colour no. 4, the mottling of no. 5 is not always equally conspicuous.

7. P J Sh $\widehat{cM} \widehat{cM}$ G b v; pale orange.
(cf. LAMPRECHT: Mais gelb, 1933 p. 256).

Palest colour C.S. Pl. IV 19 e (Maize Yellow-Buff Yellow); R.C. 326, 1 (and paler) with transition to 36, 4 (Maize Yellow). Darker colours C.S. Pl. XV 16' (Yellow Ocher-Ochraceous Orange); R.C. 315, 2—329, 2 (Yell. Tan colour-Raw Siena). Hilum ring C.S. Pl. III 13 j (Xanthine Orange-Amber Brown); R.C. 329, 4 (Raw Siena).

The analogy with no. 9 (see below) is very great. The main differences are that no. 7 is paler, less deeply orange, less shiny and a little more reddish (also the hilum ring) than no. 9. The intensity of this pale orange colour in the same plant is rather variable. My pale colours are a trifle less reddish than the Maize Yellow of LAMPRECHT.

9. P J Sh $\widehat{Cm} \widehat{Cm}$ G b v; orange.
(cf. LAMPRECHT: Bister, 1932a, p. 173; 1933 p. 256).

C.S. Pl. III 17 h (Cadmium Yellow-Raw Sienna); the darkest colour Pl. III 16 i. R.C. 314, 1—329, 1 (Ocre de Ru-Raw Sena); the darker colours 328, 2 (Bistre). Hilum ring C.S. Pl. III 15 i (Mars Yellow) and darker; R.C. 328, 3—4 (Bistre).

It is often very difficult to distinguish between no. 9 and no. 7, cf. above. It was only after a long time and on comparison with the no. 9 resulting from backcross $F_1 \times$ Wagenaar, that I could distinguish the two colours rather clearly.

This colour (or about the same) has been indicated by different investigators as brown, yellow brown, orange or yellow.

8. P J Sh $\widehat{Cm} \widehat{cM}$ G b v; orange mottled, 9/7.
(cf. LAMPRECHT: Bister/Mais gelb).

As a rule the mottling is easy to discover. But sometimes, if the background-splashes are minute and the colour difference is inconspicuous, a very close inspection is necessary.

10. P J Sh $\widehat{cM} \widehat{cM}$ G b V; pale orange tinged with ageratum blue.
(cf. LAMPRECHT: Ageratum blau, 1933 p. 258).

Seeds of the same plant very variable as to the extension and intensity of the bluish tinge. Just as in no. 4 the bluish colour is deepest near the caruncula and germ root. The colour without bluish

tinge is C.S. Pl. XXX 19" c (Cream Buff-Chamois); R.C. 325, 1—2 (Shamois). Or more orange: C.S. Pl. XV 16' b (Ochraceous Buff-Antimony Yellow); R.C. 324, 1—325,4. The blue violet tinge is C.S. Pl. L 69"" h and Pl. XLIV 61"" h (Slate Violet-Deep Slate Violet); R.C. the paler colours 201, 2—4 and 200,4 (Ageratum blue, Parma Violet), the darker colours 201,4, 205,4 and 202,4, but more greyish. Hilumring C.S. Pl. XV 17'—15' i—13' i (Yellow Ocher, Ochraceous Tawny, Tawny); R.C. 324, 3—4 (Hazel) and less bright than 322, 3—4 (Brownish terra cotta).

LAMPRECHT (1933, p. 258) says about this colour: „Die Bezeichnung dieser Farbe kann diskutiert werden. Ihre Ausbildung ist „nämlich in sehr hohem Grade von den Milieuverhältnissen abhängig. Ausserdem ist die Farbe auf der Testa in der Regel ungleichmässig verteilt. . . . Bei den in Schweden herrschenden Witterungsverhältnissen wird das Ageratumbrau gewöhnlich mehr oder weniger deutlich ausgebildet, in sehr warmen und trockenen Sommern, wie 1932, entsprach jedoch ein grösserer Teil der Proben Cinnamon Buff. Das Ageratumbrau ist in diesem Sommer kaum zur Ausbildung gekommen. In Gegenden mit wärmeren und trockneren Sommern mag die Bezeichnung Ageratumbrau daher vielleicht „weniger geeignet erscheinen“.

As said above (p. 195) the lack of bluish tinge in some plants or families of the Wagenaar \times Fijne tros cross is caused genetically.

12. P J Sh $\widehat{Cm} \widehat{Cm}$ G b V; brown violet.

(cf. LAMPRECHT: Kastanienbraun, 1932a, p. 173).

R.C. between 314,4 (Maroon) and 193,4 (Dark Violet), but often darker, approaching 344,4 (Reddish black) and 345, 3—4 (Purple black). C.S. Pl. XIII 1' n—Pl. XXXIX 1"" m (Hay's Maroon, Warm Blackish Brown-Black); the browner colours Pl. II 8 n (Bay-Chestnut) but mostly violet tinged. Hilumring of the same colour as the seedcoat; just round the hilumring a paler, brownish ring (corona).

The violet colour in the seedcoat may be totally absent, especially in badly ripened or diseased seeds; then the colour is about R.C. 341, 3—4 or paler. In some cases it was difficult to distinguish the nos 6 (violet) and 12 (brown violet) clearly, especially in case of very dark colours. Discrimination between 12 (brown violet) and black (nos 18 and 24) was always possible, at least when the light was very good.

11. P J Sh $\widehat{Cm} \widehat{Cm}$ G b V; brown violet mottled, 12/10.

(cf. LAMPRECHT: *Kastanienbraun/Ageratumbrau*).

The discrimination between 5 (violet mottled) and 11 (brown violet mottled) is mostly rather clear. The brown violet dark pattern colour is sometimes much faded.

13. P J Sh $\widehat{cM} \widehat{cM} g B v$; gray brown.

(cf. LAMPRECHT: *Havannabrau*, 1932e, p. 57, 1933 p. 256).

Greyish brown colour, often with a very faint lilac or violet tinge. C.S. Pl. XL 17" a (Wood Brown-Avellaneous); the browner colours between the latter and Pl. XXIX 17" i (Tawny Olive); the seeds with faint violet tinge Pl. XLVI 15" a (Drab-colour). R.C. between 303, 1 (Snuff Brown) and 354, 1—2 (Otter brown), with a very faint violet tinge. Hilum ring C.S. Pl. III 13 k (Amber Brown); R.C. 328, 3—4 and 321, 4 (Bistre, Dead leaf) and darker.

The „Havannabrau” colour of LAMPRECHT is somewhat brighter! The colours described here are distinctly darker and more greyish, less brownish and greenish.

15. P J Sh $\widehat{Cm} \widehat{Cm} g B v$; greenish brown.

(cf. LAMPRECHT: *Münzbronze*, 1932a, p. 173).

C.S. Pl. III 17 m (Raw Umber) and lighter; the most greenish colour Pl. IV 19 m (Medal Bronze) and lighter; the most brown colour Pl. III 16 m and paler. R.C. the darkest colour 343, 3—4 (Chocolate), the greenest 298, 2—3 (Golden bronze green), the more brownish between 298, 2—3 and 303, 2—3 (Snuff Brown).

This greenish brown colour no. 15 is always markedly different from the brown colour no. 21 and also from the corresponding $\widehat{cM} \widehat{cM}$ no. 13, which is more greyish. As to the comparison with LAMPRECHT's *Münzbronze*, my no. 15 is less greenish, more „chocolate”, especially the darkest colours.

14. P J Sh $\widehat{Cm} \widehat{Cm} g B v$; greenish brown mottled, 15/13.

(cf. LAMPRECHT: *Münzbronze/Havannabrau*).

Mottling always clear. Not easily confused with any other type.

16. P J Sh $\widehat{cM} \widehat{cM} g B V$; gray brown tinged with slate blue. (LAMPRECHT: till now not described).

Just as in the nos 4, 10 and 22, the extension of bluish tinge is extremely variable in seeds of one and the same plant. In some plants or families the bluish tinge is nearly (or totally) wanting. The colour without bluish tinge agrees exactly with the

corresponding gray brown v colour no. 13 (but the hilumring is less bright); C.S. Pl. XXIX 17" i (Tawny Olive), 15" i and k (Sayal Brown, Snuff Brown); R.C. 303,2 (Snuff Brown) and 307, 3—4 (Dark fawn). The darkest bluish tinge is C.S. Pl. XLVIII 43"" l (different Slate colours); in R.C. the exact colour is not to be found; between 231,3 (Indigo) and 348,2 (Bluish black). Paler colours (blended with the gray brown groundcolour) are R.C. 209, 3—4 (Smalt blue); C.S. between Pl. XLVIII 41"" i (Dark Medici Blue) and Pl. LII 35"" i (Castor Gray). The hilumring colour of the dark bluish tinged seeds is brown, covered with blue.

The black colour nos 17 and 18 will be described below together with 23 and 24.

19. P J Sh $\widehat{Cm} \widehat{Cm}$ G B v; (pale) brown.

(cf. LAMPRECHT: Rhamninbraun, 1932e, p. 57).

This colour is rather variable. Brightest colour R.C. 297,2—4 (Brown pink); often more greyish, between R.C. 297,3—4 (Brown pink) and 303,2—4 (Snuff brown). In C.S. represented less exactly; the palest colours between Pl. XV 17' and 15' i (Yellow Ocher-Ochraceous Tawny); the darker colours between the above mentioned ones and Pl. XV 15' j. Hilumring R.C. 328,3 (Bistre)—308,3 (Fawn).

There are two colours which are sometimes difficult to distinguish from no. 19, viz. 21 and 13. No. 21 is the corresponding brown $\widehat{Cm} \widehat{Cm}$ colour (cf. below) and is as a rule of a darker, deeper brown; the hilumring contrasts in number 19 much more strongly with the seed-coat than in number 21. Concerning the difficulties in discriminating between 19 (brown) and 13 (gray brown) I believe that the greyish tints in no. 19 are caused by the same very faint violet as sometimes appears in beans belonging to number 13.

As to the comparison with LAMPRECHT's Rhamninbraun, my no. 19 is generally somewhat more greyish, just as is the case with my no. 13 compared to LAMPRECHT's Havannabraun.

21. P J Sh $\widehat{Cm} \widehat{Cm}$ G B v; brown.

(cf. LAMPRECHT: Mineralbraun, 1932a, p. 173).

C.S. rather exactly Pl. III 13 m, 15 k, 17 k (Argus Brown, Sudan Brown, Antique Brown).

R.C. 304,2—3 (Burnt Umber), but often somewhat less reddish, with transitions to 297,4 Hilumring very little contrasting with

the seedcoat; C.S. Pl. III 13 k and 15 k (Amber Brown, Sudan Brown); R.C. 308, 2—3 (Fawn) and 304, 2—4 (Burnt Umber).

For the difference between the brown colour no. 21 and the corresponding $\widehat{cM} \widehat{cM}$ colour no. 19, cf. above.

The reddish Mineralbraun (R.C. 339) of LAMPRECHT does not occur in my materials; the other colours he refers to, are present.

20. P J Sh $\widehat{Cm} \widehat{cM}$ G B v; brown mottled, 21/19.
(cf. LAMPRECHT: Mineralbraun/Rhamninbraun).

Mottling always easy to see.

22. P J Sh $\widehat{cM} \widehat{cM}$ G B V; (pale) brown tinged with greyish indigo. (cf. LAMPRECHT: Graulich Indigo; 1933 p. 258).

This colour type again shows the same variability in the amount of bluish tinge as the numbers 4, 10 and 16; many mixed colours of brown and bluish occur. And, because the brown groundcolour is also rather variable (cf. no. 19), this no. is annoyingly multicoloured! See the backcross $F_1 \times$ Fijne tros and reciprocal one (p. 196). Brown and greenish black seeds (at least near the hilum) sometimes occur in the same plant; in some plants or families the bluish tinge may be nearly (or totally) wanting.

The brown groundcolours are C.S. Pl. XV 17' i (Buckthorn Brown), 15' j—14' k (Ochraceous Tawny, Cinnamon Brown, Russet); sometimes more greyish, C. S. Pl. XXIX 16" i and 15" j. In R.C. 307, 4 (Dark fawn), 303, 2—3 (Snuff brown), 304, 2—3 (Burnt Umber). The darkest bluish tinge (close to the caruncula) is C. S. Pl. XLVIII 39"" k (Saccardo's Slate-Dark Greyish Blue Green), R.C. 232, 4 (Greyish Indigo). Sometimes more greenish: C.S. Pl. LI 23"" j (Dark Olive Gray-Iron Gray). R.C. 351, 1 (Greenish black). Many paler brown-grey-green-bluish mixed colours occur! Hilum ring R.C. 322, 2—3 (Brownish terracotta), 308, 3 (Fawn) and darker, sometimes mixed with a bluish colour. It is not always possible to distinguish with absolute certainty between the nos 16 and 22. Generally speaking no. 16 is more gray-bluish, 22 rather brown-greenish blue.

LAMPRECHT (1933 p. 258) remarks about his colour „Graulich Indigo": „Diese Testafarbe zeigt ähnlich wie Ageratumbrau eine „sehr ungleichmässige Verteilung und Ausbildung. Gleichwie bei „Ageratumbrau ist die Ausbildung von typisch Graulich Indigo sehr „von den Witterungsverhältnissen Abhängig."

18. P J Sh $\widehat{Cm}\widehat{Cm}$ g B V; black.

24. P J Sh $\widehat{Cm}\widehat{Cm}$ G B V; black.

(Cf. LAMPRECHT: Schwarz; 1932a, p. 174).

R.C. 349,4 (Black, pure) with transitions to 348,4 (Bluish black), 350,3—4 (Ivory black) and 351,3—4 (Greenish black). C. S.Pl. LII n, LIII n and black. Hilum ring black. It was not possible to make any sharp discrimination between the different black colours of the seedcoat.

LAMPRECHT (1932a, p. 174) describes a colour „(dunkel) Chromgrün“, which according to his experience always has the constitution PP CC JJ gg Bb Vv. In my material I also found this colour with possibly the same constitution, but not always markedly different from the remaining black colours (cf. p. 189 and p. 191). Of the self-coloured black-seeded plants out of backcross F₁ with Wagenaar one half is (P J Sh $\widehat{Cm}\widehat{Cm}$) Gg Bb Vv, the other half is (P J Sh $\widehat{Cm}\widehat{Cm}$) gg Bb Vv. All plants were black or very dark greenish black. Especially among the offspring of the latter (gg Bb Vv) some rather conspicuous greenish black seeds were found. This colour is C.S. Pl. XLII 37'' n (Dusky Dull Green-Black) but much more shiny; R.C. between 236,4 (Chrome green) and 351,3 (Greenish black).

17. P J Sh $\widehat{Cm}\widehat{Cm}$ g B V; black mottled, 18/16.

(LAMPRECHT: till now not described).

23. P J Sh $\widehat{Cm}\widehat{Cm}$ G B V; black mottled, 24/22.

(cf. = LAMPRECHT: Schwarz/Graulich Indigo).

Though the background colour types of nos 17 and 23 can be discriminated, the mottled types must be taken together. The mottling is very conspicuous if the background colour is without any bluish tinge. In a few cases, when the tinge is extremely strong and dark the mottling is hardly to be discovered.

As to the sh colours (nos 25—48) I am not yet able to give as accurate a description of them as of the Sh colours (nos 1—24) because of their great variability.

25. P J sh $\widehat{Cm}\widehat{Cm}$ g b v	} „Hilumring type“.
31. P J sh $\widehat{Cm}\widehat{Cm}$ G b v	
37. P J sh $\widehat{Cm}\widehat{Cm}$ g B v	
43. P J sh $\widehat{Cm}\widehat{Cm}$ G B v	

„Hilumring type“ of pale rose flowering plants. Seedcoat very slightly coloured with a very pale greyish cream; in most cases a certain

„nervation” is to be seen. The hilumring types are with or without coloured „eye” around the hilumring. I am not quite sure of it as yet, but probably the colour of the eye is influenced by the factors G, B (and V) in an analogous manner as the corresponding totally coloured Sh numbers. — The pale cream colours are: C.S. paler than Pl. XXX 19” f (Cartridge Buff), sometimes with a touch of reddish; R.C. paler than: 66,1 (Pale Ecu), 138,1 (Salmon flesh) and 135,1 (Pale pink). Hilumring: the paler colours C.S. Pl. III 15 i (Mars Yellow); R.C. 316,4 (Mars Yellow); the darker colours C.S. between Pl. II 11 k and Pl. III 13 k; R.C. 333, 3—4 (Indian Chestnut red), sometimes between this colour and 308,4 (Fawn).

About the same colour as the A b c D type of KOOIMAN and may be the pale buff or light ecru of the race Blue Pod Butter used by SHAW and NORTON.

27. P J sh $\widehat{\text{Cm}}\widehat{\text{Cm}}\text{g b v}$; (dull) yellowish.

C.S. Pl. XVI 23’ b (Citron Yellow) and 22’ d—20’ d (Barium, Straw and Naples Yellow). The same series in R.C.: 18, 1—2 (Sulphur Yellow), 30,3—4 (Cream Yellow), 29,3—4 (Naples Yellow).

This colour and the corresponding yellow Sh colour (Wagenaar type) could not always be nicely discriminated.

33. P J sh $\widehat{\text{Cm}}\widehat{\text{Cm}}\text{G b v}$.

About this colour (corresponding with the orange Sh colour no. 9) I have as yet no complete certainty. Probably it is yellowish and difficult to distinguish from the yellow no. 27.

39. P J sh $\widehat{\text{Cm}}\widehat{\text{Cm}}\text{g B v}$; dull greenish brown.

About the same colour as the greenish brown Sh colour no. 15, but paler and less shiny (dull). R.C. between 298,1—2 (Golden bronze green) and 303,2 (Snuff brown). C.S. Pl. IV 19 l (Orange Citrine-Medal Bronze) and (brownier) transitions to Pl. XV 16’ k. (Cinnamon Brown-Dresden Brown).

45. P J sh $\widehat{\text{Cm}}\widehat{\text{Cm}}\text{G B v}$; dull brown.

C.S. between Pl. III 13 m and 15 k (Argus Brown-Sudan Brown) or between Pl. XV 17’ i and Pl. XXIX 15” i. R. C. 304,2 (Burnt Umber) with transitions to 303,2—3 (Snuff Brown).

26. P J sh $\widehat{\text{Cm}}\widehat{\text{Cm}}\text{g b v}$	} mottled {	(dull) yellowish, 27/25.
32. P J sh $\widehat{\text{Cm}}\widehat{\text{Cm}}\text{G b v}$		dull yellowish (?), 33/31.
38. P J sh $\widehat{\text{Cm}}\widehat{\text{Cm}}\text{g B v}$		dull greenish brown, 39/37.
44. P J sh $\widehat{\text{Cm}}\widehat{\text{Cm}}\text{G B v}$		dull brown, 45/43.

These mottled yellowish, yellowish(?), greenish brown and brown types by their dull dark pattern colour and especially by their nearly colourless background are greatly different from the corresponding Sh colours. The colour of no. 32 (yellowish?) is not yet known for a certainty.

- | | |
|--|---------------------|
| 28. P J sh $\widehat{Cm} \widehat{Cm} g b V$ | } „Hilumring type”. |
| 34. P J sh $\widehat{Cm} \widehat{Cm} G b V$ | |
| 40. P J sh $\widehat{Cm} \widehat{Cm} g B V$ | |
| 46. P J sh $\widehat{Cm} \widehat{Cm} G B V$ | |

„Hilumring type” of violet flowering plants. Seedcoat very slightly coloured, often showing a certain „nervation”. With or without coloured „eye” around the hilumring. The seedcoat colour is R.C. 6,1—2 (Purplish tinted white) and 9,2—3 (Fleshy white); the first of these colours is not accurately represented in C.S.; the second corresponds with Pl. XXX 21" f (Ivory Yellow). Sometimes near the caruncula and germ root a very small spot with a gray-greenish blue tinge: R.C. 206,1 (Succory blue); C.S. Pl. LII 35"" d (Dawn Gray). Hilumring: pale colour: C. S. Pl. XV 15' i (Ochraceous Tawny); R.C. 314,3 (Ru Ochre); darker colour: C.S. between Pl. III 13 k and Pl. XV 13' k; R.C. 308,3 (Fawn).

In most cases the difference between these V and the corresponding v hilumring types is very slight; but the hilumring colour of V plants is always less bright than that of v plants.

30. P J sh $\widehat{Cm} \widehat{Cm} g b V$; dull violet.

36. P J sh $\widehat{Cm} \widehat{Cm} G b V$; dull brown violet.

Often brown, nearly without violet.

I am not able to describe these colours 30 and 36 accurately, because of their great variability.

42. P J sh $\widehat{Cm} \widehat{Cm} g B V$ and

48. P J sh $\widehat{Cm} \widehat{Cm} G B V$; dull gray greenish black.

C.S. Pl. XLVI 21"" m and n (Olivaceous Black-Black) and 17"" n (Chaetura Black-Black). R.C. 351,2—4 (Greenish black) and 350,1—2 (Ivory black).

- | | | |
|--|-------------|---------------------------|
| 29. P J sh $\widehat{Cm} \widehat{Cm} g b V$ | } mottled { | dull violet, 30/28. |
| 35. P J sh $\widehat{Cm} \widehat{Cm} G b V$ | | dull brown violet, 36/34. |
| 41. P J sh $\widehat{Cm} \widehat{Cm} g B V$ | | dull black, 42/40. |
| 47. P J sh $\widehat{Cm} \widehat{Cm} G B V$ | | dull black, 48/46. |

The dull violet, dull brownviolet and dull black mottled types differ on account of their dull dark pattern colour and nearly colourless background greatly from the corresponding mottled violet and black Sh colours.

The difference between Sh shiny black mottled and sh dull black mottled with nearly colourless background may be seen in fig. 2.

§ 6. *Relation between stem, flower and seedcoat colours*

In my cross a white seedcoat was always accompanied by white flower and green stem (hypocotyl and cotyledons); a coloured seedcoat always by coloured flower and stem.

The latter, however, is not always the case. On my reviewing the literature, the following statements may be made.

a. Coloured-seeded races may have coloured or white flowers.

White-seeded races nearly always have white flowers and a green stem. According to FRUWIRTH (1924 p. 179) „finden sich aber auch Formen, welche Rosa, Violet, Purpur als Blütenfarbe und Weiss als Samenfarbe zeigen". In several descriptive works on bean varieties (VON MARTENSEN, DENAUFFE, TRACY, STEINMETZ) I found recorded only one white-seeded race with coloured flower (DENAUFFE p. 176: Haricot nain Prolifique; fleurs blanches, souvent plus ou moins teintées de rose; grains blancs). In the genetical literature I did not find any case mentioned.

b. Coloured-flowering races may have a stem (hypocotyl and cotyledons) with or without colour.

White-flowering races seem to have in all cases a green stem, at least green hypocotyl and cotyledons (MIYAKE c.s. 1930). According to FRUWIRTH (1924 p. 179) „ist weisse Blüte mit weissem Samen korrelativ verbunden, nach von TSCHERMAK auch mit Fehlen von violetten Flecken auf den Keimlappen". Anthocyanin spots on the full grown pods of white-flowering plants may occur (TJEBBES and KOOIMAN V, 1921*b*; the author; cf. below).

About the appearance of colour in crossing colourless races, the following facts are known (in most cases a factorial analysis was not attained):

1. *Seed coat.*

White-seeded \times white-seeded, F_1 coloured-seeded. The cross of

Davis Wax with Michigan White Wax (SHAW and NORTON, 1918 p. 65).

2. Flower (in coloured-seeded plants).

White-flowering \times white-flowering, F_1 with coloured flower.

Mentioned by SHAW (1913 table 9); the parent plants did not have a totally coloured seedcoat, but an „eyed” one.

3. Stem (in coloured-flowering plants).

Green-stemmed \times green-stemmed, F_1 with coloured stem. Some crosses mentioned by MIYAKE c.s. (1930); one parent with „striped” flower, the other with a totally coloured flower.

Stem and flower colour may either be paler or darker, either more reddish or more bluish. Up to now, however, only monofactorial segregations for stem and flower colour have been satisfactorily analysed.

SHAW published in 1913 „The inheritance of blossom colour in beans”, without giving a factorial analysis. The difficulties of classifying must have been rather great, as will be seen e.g. on close examination of his table 9, which contains many inconceivable results. The segregation into the flower colours „light pink” and „pink” was apparently monofactorial. Black-seeded beans seemed always to have a pink flower colour.

MIYAKE c.s. (1930) found monofactorial segregation for:

„pink” stem and flower (coloured dilutely) versus „red” stem and flower (coloured intensely).

TJEBBES and KOOIMAN (V, 1921*b*) reported a spontaneous hybrid of a light lilac-flowering race with red striped seedcoat and red striped pod. All the hybrid colours were darker and more bluish: flower violet, seedcoat bluish black striped, pod dark blue striped. The F_2 segregated according to the ratio 4:3:9.

	pod colour	flower colour	seedcoat colour
4	$\left\{ \begin{array}{l} 1 \text{ pale red} \\ 3 \text{ pale blue} \end{array} \right\}$	white	white
3	red	lilac	without blue
9	blue	$\left\{ \begin{array}{l} 6 \text{ light violet} \\ 3 \text{ dark violet} \end{array} \right\}$	with blue

The segregation of my cross for the factors P and V shows the same relations in all respects:

	pod colour	flower colour	seedcoat colour
4	little spots (hypocotyl green!)	white	white
3	rose	pale rose or lilac	without blue
9	blue-violet	$\left\{ \begin{array}{l} 6 \text{ violet-1} \\ 3 \text{ violet-2 or 3} \end{array} \right\}$	with blue or violet

The blue-factor Bl of TJEBBES and KOOIMAN and my factor V are possibly the same.

In many other investigations analogous relations between flower and seedcoat colours can be traced, though the required observations have hardly ever been made.

In this respect I want to refer to LAMPRECHT's investigations. The V-plants he used were the black wax varieties „Neger” (1932a, p. 178) and „Merveille du Marché” (p. 190). Their flower colour is R.C. 189, 1 (Bishops violet) but somewhat brighter. The v parent of his cross no. II has a yellow-brown (bistre) seedcoat (cf. my no. 9); the flower colour is R.C. 187, 1 (Pale light lilac) but much paler. F₁ was violet flowering like one parent plant. LAMPRECHT does not mention the connection between flower and seedcoat colours in F₂. Yet the above-mentioned facts were decisive for me (in connection with the seedcoat colours) to assume my factor V to be the same as LAMPRECHT's.

Many of LAMPRECHT's v-races (seedcoat Schamois, Bister, Münz-bronze, Mineralbraun) are white-flowering. White-flowering races with black or violet seedcoat have scarcely been described, unless they are partly coloured, „eyed-seeded”. The connection between flowercolour and „eyedness” of the seedcoat deserves closer investigation.

JOHANNSEN (1926 p. 443) crossed a white-flowering, yellow-seeded race with a violet-flowering, black-seeded one. F₁ violet-flowering, black-seeded. F₂:

white-flowering (v)		violet-flowering (V)	
yellow-seeded	bronze-seeded	violet-seeded	black-seeded
39 (bv)	121 (Bv)	105 (bV)	293 (BV)

The influence on seedcoat colour of the factors B and V of LAMPRECHT and the author is the same as in this cross of JOHANNSEN.

To wind up with we may say that there is very little known with

certainty about the connection between stem, flower and seedcoat colours. Unifactorial segregation has been shown (or is at least probable) for the following flower-colours:

TJEBBES and KOOIMAN	lilac	violet
JOHANNSEN	white	violet
SHAW and NORTON	pale pink	pink
MIYAKE c.s.	pink	red
PRAKKEN	very pale rose (-lilac)	violet

In probably all these cases differences in flower- and seedcoat colours go together. With pale (or white) flower colour generally correspond yellow and brown seedcoat colours (and red ?). With darker flower colour violet, brownviolet and black dark pattern colours (CC); the corresponding background colours (cc) are often variably tinged with violet or blue.

I may remind of the fact that in my P J Sh \widehat{cM} \widehat{cM} V background colour types (nos 4, 10, 16 and 22) the violet tinge may be totally lacking. The corresponding V and v colours are nearly indistinguishable in that case.

§ 7. *Mottling*

In § 3 I ascribed the ever-segregating mottling to the influence of a dominant factor for mottling M, which locally suppresses the influence of the (complementary) colour factor C, while C and m are absolutely (or nearly absolutely) linked just as c and M.

This hypothesis of the linked factors C and M has consequences which I will deal with in giving a summary of the various views on the genetical base of mottling in beans.

As to their inheritance, two types of mottling in beans are known:

a. *True-breeding mottling* („konstante Marmorierung”) of many mottled races. Such a race crossed with a selfcoloured one gives a mottled F_1 and F_2 shows a segregation into 3 mottled and 1 selfcoloured (or, if one parent was white-seeded), into 4 white-seeded, 9 mottled and 3 selfcoloured. Part of the mottled F_2 plants breeds true in F_3 , the other part again segregates into 3 mottled:1 selfcoloured.

b. *Ever-segregating mottling* („Heterozygotmarmorierung”). In our crossing two selfcoloured plants a mottled F_1 may appear. In F_2 mottled and selfcoloured plants occur in the 1:1

ratio (if one parent was white-seeded, the F_2 ratio is: 4 white-seeded, 6 mottled and 6 selfcoloured). None of the mottled F_2 plants are true-breeding for mottling in F_3 or later generations.

The phenotype of the two sorts of mottling is much the same and it seems doubtful to me, whether they can generally be distinguished one from the other.

According to TJEBBES and KOOIMAN (II, 1919) the pattern should be nearly the same; in the ever-segregating type, however, there should occur only one background and one dark pattern colour, whereas the dark pattern in true-breeding mottled plants which they investigated, consisted of two colours; in a „black” mottled bean e.g. of parts with very dark blue cells and parts with lighter blue ones.

KRISTOFFERSON (1924) writes: „As to the phenotype both are similar.”

And LAMPRECHT (1933 p. 260): „Es verdient hier besonders hervor-
„gehoben zu werden, dass zwischen dem gewöhnlicher Typus von
„konstanter Marmorierung, verursacht durch ein besonderes Mar-
„moringengen (M), und der durch die Konstellation C c beding-
„ten Heterozygotmarmorierung kein sicherer Unterschied in Bezug
„auf die Zeichnung der Marmorierung hat festgestellt werden kön-
„nen”. In his latest article he says (1934 p. 179): „Sowohl die hetero-
„wie die homozygotmarmorierten Samen zeigen in ihrer Zeichnung
„eine recht beträchtliche Variation und scheinen auf Grund dieser
„häufig nicht sicher voneinander unterschieden werden zu können. .
„Für die heterozygotmarmorierten Samen ist von mir an einem
„grossen Material nachgewiesen worden, dass die dunkleren Flecken
„der Testa stets der durch einen Genotypus mit CC bedingten Testa-
„farbe entsprechen, die des helleren Grundes einem im übrigen glei-
„chen Genotypus mit cc. Hier ist die Farbenverteilung also in ihrer
„Abhängigkeit von der genotypischen Konstitution vollkommen be-
„kannt. Wie die Farbenverteilung bei den homozygotmarmorierten
„Samen durch das Zusammenwirken von M mit den Farbgenen für
„die Testafarbe beeinflusst wird, darüber scheint bisher nichts siche-
„res bekannt zu sein. Aus oben Angeführtem geht klar hervor, dass
„die Heterozygotmarmorierung nur zweifarbig auftreten kann. Die
„homozygotmarmorierten Typen sind diesbezüglich kaum unter-
„sucht. Soweit mir bekannt, kommen hauptsächlich dreifarbig
„Kombinationen vor”.

In the earlier investigations (TSCHERMAK, EMERSON, SHULL a.o.) differences between the two types are not mentioned.

As to the genetical base of mottling in beans and the connection between true-breeding and ever-segregating mottling two contrary views exist:

a. The two types depend on different factors which are inherited independently (EMERSON's first conception, KOOIMAN, LAMPRECHT).

b. The two types depend on the same factors (EMERSON-SPILLMAN, TSCHERMAK, SHAW and NORTON, the author).

As concerns the ever-segregating mottling, it is of importance to remark that the first investigators (TSCHERMAK, SHULL, EMERSON) did not observe that with every mottled type there go two self-coloured ones. Among mottled and selfcoloured beans in a cross they distinguished the same colours.

SHULL e.g. (1908) crossed:

„Long Yellow Six Weeks” (light pink flower, yellow seed as my Wagenaar race) with „White Flageolet” (white flower and seed). The F_1 generation had pink flower and black mottled seed. In F_2 he distinguished two main seedcoat colour types:

„brown” (= dark seal brown, dark greenish brown, dark yellow brown, light yellow) and

„black” (= black, weathered black, purple, violet; in some plants the colour is but partly black or violet and the other part is a brown colour „underlying” the black or violet).

The colours in F_2 of this cross were probably the same as my Sh colours in the upper half of the scheme, table 31. My factor B is probably SHULL's „dark brown factor” D.

My factor V is his „anthocyanin producing factor” B.

On my factor G depends the unifactorial difference between SHULL's races „Long Yellow Six Weeks” and „Ne Plus Ultra” (orange); this factor is not named by SHULL.

The figures in F_2 were:

	„brown” (= my v)		„black” (= my V)		unclassified
	white	mottled selfcoloured	mottled selfcoloured	white	
	160	39	59	154	159
Ratio:	16	6	6	18	18

Background colour cc and dark pattern colour CC were apparently taken together! „Brown” my columns I and III (v cc and v CC); „black” my columns IV and VI (V cc and V CC; probably all V cc colours, my column IV, were strongly tinged with violet; some plants showed a brown colour „underlying” the black or violet!)

SHULL rightly understood that these results were explainable on the assumption that all individuals heterozygous for a factor M have the mottled pattern, and that mm and MM are selfcoloured (those mm and MM types could not be distinguished in his opinion).

TSCHERMAK (1901, 1902, 1904, 1912) just as SHULL, distinguished among (ever-segregating) mottled beans and selfcoloured ones the same colours, viz. his main colour types

black	C B
violet	c B and
brown (with yellow)	C b and c b

His cross

„Weisse Wachsschwert” (white flower and seed) with

„Non plus Ultra” (pale violet flower, orange seedcoat) gave an

F₁ generation with dark violet flower and black mottled seed.

In F₂ TSCHERMAK could „leicht 20 verschiedene Farbenklassen konstatieren”. Apparently here too all my Sh colours occurred: segregation for my factors B (= C of TSCHERMAK), V (= B of TSCHERMAK) and probably for my factor G (G dominant or recessive does not alter the division into three main colour types black, violet and brown with yellow).

I discuss the cross Weisse Wachsschwert × Non plus Ultra, because TSCHERMAK gave (1902 Tab. II) of 98 F₂ individuals an accurate description as to their flower and seedcoat colours; later (1904 Tab. III) he gave of the same 98 individuals the division into the three main colour groups black, violet and brown.

In different F₂ families of this cross he found together:

white	mottled			selfcoloured			
99	163			167			(= 4:6:6)
	brown	violet	black	brown	violet	black	
	38	33	92	101	27	39	
ratio ±:	4	3	9	9	3	4	

So he found for the three colours „inversion of the ratio” among

mottled beans (4:3:9) and selfcoloured ones (9:3:4). TSCHERMAK suggested different possibilities as an explanation, but he finished (1912 p. 187) by saying: „Eine vollbefriedigende Erklärung der Umkehr des Spaltungsverhältnisses bleibt noch zu finden”.

By accurate comparison of his extensive description of flower and seedcoat colours of those 98 F_2 plants with their later division into black, violet and blue, I arrived at the apparent solution of this remarkable „inversion of the ratio”.

Among mottled seeds the normal 4:3:9 ratio is found, according to my factors B and V and possibly G (cf. the colours in the upper half of my scheme):

- 4 $\left\{ \begin{array}{l} 1 \text{ } b \text{ } v \text{ } \widehat{Cm} \widehat{cM} \\ 3 \text{ } B \text{ } v \text{ } \widehat{Cm} \widehat{cM} \end{array} \right\}$ „brown” mottled, with pale lilac flower.
(my nos 2, 8, 14 and 20).
- 3 $b \text{ } V \widehat{Cm} \widehat{cM}$, violet mottled, with lilac or dark lilac flower.
(my numbers 5 and 11).
- 9 $B \text{ } V \widehat{Cm} \widehat{cM}$, black mottled, with lilac or dark lilac flower.
(my numbers 17 and 23).

The „inversion” among the selfcoloured seeds is probably caused by the classification of the background colour types of black mottled seeds and violet mottled ones! Of these colours, my $P \text{ } J \text{ } Sh \text{ } \widehat{cM} \widehat{cM} \text{ } V$ colours (nos 4, 10, 16 and 22), which are pale yellow, pale orange, gray brown and pale brown, variably tinged with violet or blue, TSCHERMAK may have classified:

- a. Not a single one as „black”.
- b. Those with strong violet or bluish tinge as „violet”.
- c. Those without or with a faint tinge as „brown”.

Leaving out of consideration the groundfactor P, the ratio in the upper half of my scheme in table 31 (J and Sh dominant; segregation for the factor pair $\widehat{Cm} \widehat{cM}$ and the factors G, B and V) is:

	v			V		
	$\overline{cM} \overline{cM}$	$\overline{Cm} \overline{cM}$	$\overline{Cm} \overline{Cm}$	$\overline{cM} \overline{cM}$	$\overline{Cm} \overline{cM}$	$\overline{Cm} \overline{Cm}$
g b	1	2	1	3	6	3
G b	3	6	3	9	18	9
g B	3	6	3	9	18	9
G B	9	18	9	27	54	27
	$\overline{16}$	$\overline{32}$	$\overline{16}$	$\overline{48!}$	$\overline{96}$	$\overline{48}$

Classified by
Tscherma^k as:

selfcoloured „brown”
mottled „brown”
selfcoloured „brown”
partly selfcoloured violet.
partly selfcoloured brown.
24 mottled violet.
72 mottled black.
12 selfcoloured violet.
36 selfcoloured black.

Mottled: 32 brown, 24 violet, 72 black = 4:3:9.

Selfcoloured:

„brown” 16 + 16 + part of 48
violet 12 + remaining part of 48
black 36. } The ratio 9:3:4 may result!

The flower colour of those 98 plants was (with 1 or 2 exceptions) in agreement with my view:

all selfcoloured and mottled black plants: lilac or dark lilac;

all selfcoloured and mottled violet plants: lilac or dark lilac;

all mottled brown plants: pale lilac;

selfcoloured brown plants: partly pale lilac, partly lilac or dark lilac.

EMERSON (1909a) was the first who tried to analyse the relation between true-breeding and ever-segregating mottling, after crossing a great number of white-seeded, mottled and selfcoloured varieties.

In his first hypothesis he assumed that both types of mottling depend upon different factors. The symbols he used were:

P = groundfactor for colour.

M = factor for true-breeding mottling;

MM and Mm mottled, mm selfcoloured.

X = factor for ever-segregating mottling;

xx and XX selfcoloured, Xx mottled.

(X of EMERSON = M of SHULL = B of KOOIMAN = C of LAMP-RECHT; EMERSON and SHULL, however, did not know the difference in colour between the homozygous types!).

The possible genotypes of the races are:

1. PP MM XX	mottled.	5. pp MM XX	} all white.
2. PP MM xx	mottled.	6. pp MM xx	
3. PP mm XX	selfcoloured.	7. pp mm XX	
4. PP mm xx	selfcoloured	8. pp mm xx	

According to these views, EMERSON expected the following ratios between white, mottled and selfcoloured beans:

Formulae mottled F_1	F_2		
	white	mottled	selfcoloured
1a. PP mm Xx	0	2	2
b. Pp mm Xx	4	6	6
2a. PP Mm XX (or xx)	0	3	1
b. Pp Mm XX (or xx)	4	9	3
3a. PP Mm Xx	0	14	2
b. Pp Mm Xx	16	42	6
4a. PP MM XX (or xx)		all mottled	
b. Pp MM XX (or xx)	1	3	0

EMERSON considered the possibility that M might cause mottling only in xx and not in XX plants; in this case the ratio in 3a and b (double heterozygous) would be:

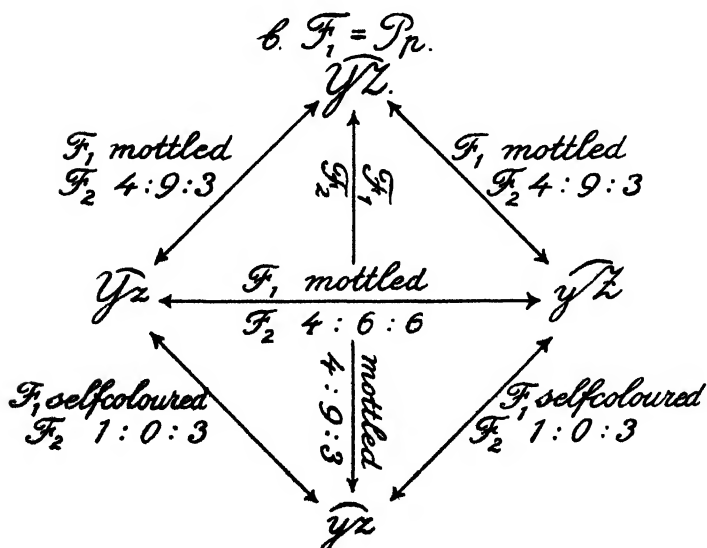
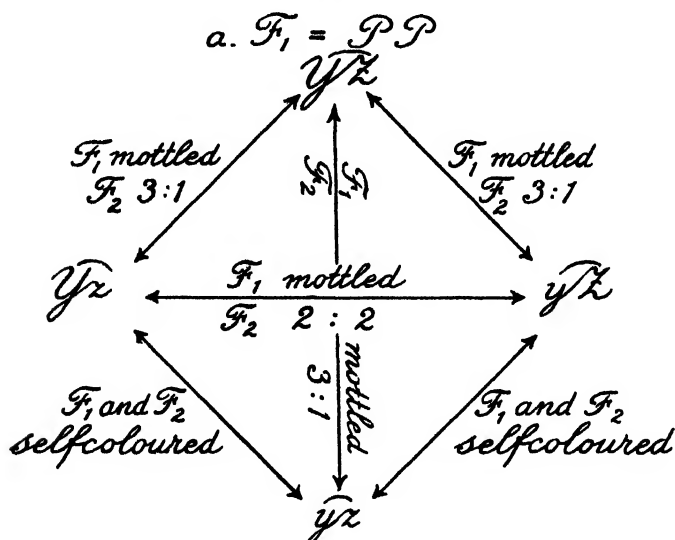
3a. PP Mm Xx	0	11	5
b. Pp Mm Xx	16	33	15

Analyzing the results of TSCHERMAK, SHULL and himself, EMERSON found no indication of ratios to be expected in case of double heterozygosity: Mm Xx.

EMERSON's second hypothesis (1909b) about the connection between true-breeding and ever-segregating mottling was given on a suggestion of SPILLMAN. The two types of mottling would depend upon two factors, Y and Z, which factors are absolutely linked:

(PP) $\widehat{Y}Z \widehat{Y}Z$	true-breeding mottled race.
(PP) $\widehat{Y}z \widehat{Y}z$	} selfcoloured races.
(PP) $\widehat{y}Z \widehat{y}Z$	
(PP) $\widehat{y}z \widehat{y}z$	

In white-seeded races there may of course occur the same 4 types concerning Y and Z. The various possible crosses and their (white): mottled: selfcoloured F_2 ratio are:



According to EMERSON all known facts could be explained by this $\widehat{Yz}\text{-}\widehat{yZ}$ hypothesis as well as by his M X hypothesis of two independent factors.

For EMERSON the $\widehat{Yz}\text{-}\widehat{yZ}$ hypothesis has two advantages:

1. The two types of mottling, phenotypically so much alike, depend on the same factors.
2. The ever-segregating mottled F_1 between two selfcoloured races is more conceivable than with his monofactorial Xx hypothesis (or Mm of SHULL).

TSCHERMAK (1912) likewise attempted to consider the „konstante Marmorierung“ and „Heterozygotmarmorierung“ from the same point of view. His „Association-Dissociation“ hypothesis has some analogy with the $\widehat{Yz}\text{-}\widehat{yZ}$ hypothesis of EMERSON-SPILLMAN. Both allow only of the ratio mottled: selfcoloured being 3:1 or 2:2. The hypothesis of the absolutely linked factors is, however, more in harmony with our general genetical conceptions.

The investigations of SHAW and NORTON (1918), KOOIMAN (1920) and LAMPRECHT (1931) gave an entirely new aspect to the matter! They stated that to every class of mottled seeds there does not belong one selfcoloured type with the same number, but always two types, each with half the number:

- 1 background colour type,
- 2 mottled beans,
- 1 dark-pattern colour type.

SHAW and NORTON and KOOIMAN tried to explain this fact in diametrically opposed ways. A third possible way has been chosen by the author. These three views I will discuss under *a*, *b* and *c*.

a. SHAW and NORTON (1918) persisted in using the $\widehat{Yz}\text{-}\widehat{yZ}$ conception of EMERSON-SPILLMAN and assumed a „modifying“ factor M which is absolutely linked to the $\widehat{Yz}\text{-}\widehat{yZ}$ factors. One of their coloured-seeded races (Blue Pod Butter) had a „pale buff“ seedcoat colour and produced a mottled F_1 if crossed with their yellow, brown and black races.

Blue Pod Butter:	$\widehat{Yzm} \widehat{Yzm}$
Yellow, brown and black races:	$y\widehat{ZM} y\widehat{ZM}$
F_1 :	$\widehat{Yzm} y\widehat{ZM}$, mottled.

According to SHAW and NORTON the F_2 of this mottled F_1 always segregated into:

1 pale buff coloured:

2 mottled:

1 yellow, brown or black.

(These relations are apparently the same as in my sh sh colours!) SHAW and NORTON therefore concluded that a „modifying” factor M (linked with the Y-Z factor pair) must be dominant for the seedcoat to be able to show mottling or colour (other than the pale buff of Blue Pod Butter). True-breeding mottled races are $Y\widehat{Z}M\ Y\widehat{Z}M$. The only possible F_2 ratios are 3 : 1 and 1 : 2 : 1 (analogous to EMERSON-SPILLMAN’s hypothesis).

b. KOOIMAN on the other hand (1920, 1931) abandoned the linked factor hypothesis and attributed the ever-segregating mottling to the heterozygous state of his (complementary) factor B.

LAMPRECHT (1932a) arrived at the same conclusion as KOOIMAN, but used the symbol C for the complementary factor involved.

True-breeding and ever-segregating mottling must now depend upon different factors and the expected ratios between mottled and selfcoloured seeds will be the same as in EMERSON’s first hypothesis.

According to KOOIMAN and LAMPRECHT mottled races (MM) may be (using LAMPRECHT’s symbol) cc or CC.

The possibilities in crossing a mottled race with a selfcoloured one are:

1. The mottled race is PP MM cc.

a. PP MM cc \times PP mm cc.

F_1 PP Mm cc.

F_2 segregates into 3 mottled: 1 selfcoloured.

b. PP MM cc \times PP mm CC.

F_1 PP Mm Cc.

F_2 segregates into 14 mottled: 2 selfcoloured.

2. The mottled race is PP MM CC.

a. PP MM CC \times PP mm CC.

F_1 PP Mm CC.

F_2 segregates into 3 mottled: 1 selfcoloured.

b. PP MM CC \times PP mm cc

F_1 PP Mm Cc. “

F_2 segregates into 14 mottled: 2 selfcoloured.

So each mottled race, if crossed with a cc or with a CC self-coloured race must give an F_2 ratio of 3:1 in the one and of 14:2 in the other case. Of these 14 mottled beans 12 should be MM or Mm; the remaining 2 mm Cc, i.e. beans of the ever-segregating type must appear!

To my knowledge, the proof that really a 14:2 ratio occurs has up to now not been given.

Some crosses of SHAW and NORTON seem to prove the contrary! They crossed some mottled races with a cc race (Blue Pod Butter; their \widehat{Yzm}) and with a yellow, brown or black CC race (their $y\widehat{ZM}$ races). The results (derived from their table II) were:

Mottled parent	Selfcoloured parent	Mottled	Self-coloured	Total
Red Valentine	× Blue Pod Butter (cc) . . .	23	7	30
" "	× Giant Stringless (CC) . . .	55	14	69
Mohawk	× Blue Pod Butter (cc) . . .	15	4	19
" "	× Giant Stringless (CC) . . .	25	4	29
Wardwell	× Blue Pod Butter (cc) . . .	45	12	57
" "	× Golden Eyed Wax (CC) . .	21	12	33
Warwick	× Blue Pod Butter (cc) . . .	144	61	205
" "	× Challenge Black Wax (CC)	34	13	47

It is impossible to find in each pair of these crosses the 7:1 ratio for the one and 3:1 for the other cross.

c. My own hypothesis closely approximates the $\widehat{Yz} \widehat{yZ}$ hypothesis of EMERSON-SPILLMANN and has the same advantages and numerical results as concerns the possible ratio's mottled: self-coloured (cf. p. 223). In my opinion mottling (true-breeding and ever-segregating) is due to two factors which are absolutely (or nearly absolutely) linked:

the complementary factor C and

the factor for mottling M, which locally suppresses the action of the dominant complementary factor C.

$\widehat{CM} \widehat{CM}$ true breeding mottled race.

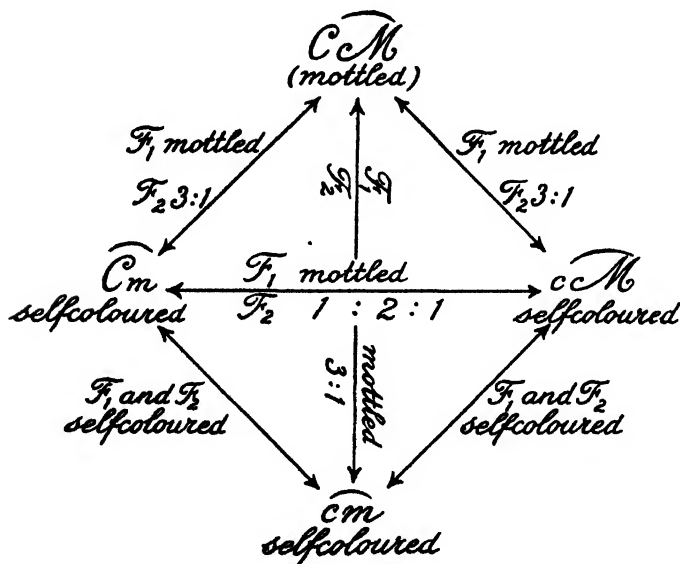
$\widehat{Cm} \widehat{cM}$ ever segregating mottled type.

$\widehat{Cm} \widehat{Cm}$
 $\widehat{cM} \widehat{cM}$
 $\widehat{cm} \widehat{cm}$ } selfcoloured races.

According to this hypothesis the dark pattern colour of mottled races is CC. I cannot judge whether this really always holds good in every case.

LAMPRECHT (VI; 1933 p. 313) says about the $\widehat{Y}z\text{-}\widehat{y}Z$ hypothesis of EMERSON-SPILLMANN that all known facts about the two types of mottling can be explained with it. But „nur müsste dann die sehr „wenig wahrscheinliche Annahme gemacht werden, dass Y stets mit „C parallel geht und Z mit c oder umgekehrt. Dann erscheint diese „Theorie aber überflüssig und unnötig kompliziert.“ This objection does not obtain for my $\widehat{Cm}\ c\widehat{M}$ hypothesis, though I must admit that a $\widehat{cm}\ c\widehat{m}$ race up to now has not been found.

The possible crosses are:



MIYAKE c.s. (1931) mentioned some cases of crossing over which with the hypothesis of KOOIMAN and LAMPRECHT are not possible. The races involved were N7 with red flower and cream seedcoat and B2a with red flower and black seedcoat. F_1 showed a black mottled seedcoat. F_2 consisted of:

111 with dark-pattern colour: black, brown, purple.

273 mottled: black, brown and purple.

121 with background colour: cream.

In F_3 they found that:

- 61 families of mottled F_2 plants segregated into 322 dark pattern colour, 616 mottled, 269 cream.
- 30 families of dark pattern colour F_2 plants gave only 577 dark pattern colour plants.
- 27 families of cream F_2 plants gave only 609 cream.

These are the normal cases. They found, however, a few exceptions:

- 4 families of mottled F_2 plants gave 32 mottled and 17 cream, but not a single of the dark pattern colour.
- 1 family of a dark pattern colour F_2 plant segregated into 7 with the dark pattern colour and 4 cream.

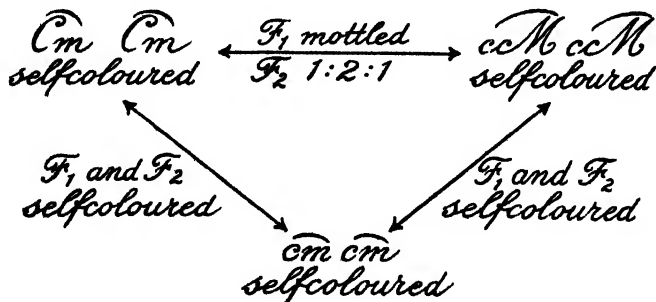
MIYAKE c.s. adopt the $\bar{Y}z\bar{y}Z$ hypothesis of EMERSON-SPILLMAN and assume these factors for mottling to be „linked with a factor for cream”. I will discuss their results with the aid of my factors C and M.

The genetic constitution of the mottled F_1 is $\widehat{Cm}\widehat{cM}$. Its gametes are:

$$\left. \begin{array}{l} \widehat{Cm} \\ \widehat{cM} \end{array} \right\} \text{non-cross-overs.} \quad \left. \begin{array}{l} \widehat{CM} \\ \widehat{cm} \end{array} \right\} \text{cross-overs.}$$

The 4 mottled F_2 plants which segregated into mottled and cream may be considered as $\widehat{CM}\widehat{cM}$. Among their mottled offspring true-breeding mottled plants ($\widehat{CM}\widehat{CM}$) must occur. It is a pity that MIYAKE c.s. communicate nothing about an F_4 generation of these plants. Now the possibility exists that the lack of dark pattern plants was merely a chance occurrence.

The F_2 plant with dark pattern colour and segregating into 7 dark pattern colour and 4 cream will have been $\widehat{cm}\widehat{Cm}$. If my hypothesis is right, these cream F_3 plants ($\widehat{cm}\widehat{cm}$) cannot produce a mottled F_1 , neither with a $\widehat{cM}\widehat{cM}$, nor with a $\widehat{Cm}\widehat{Cm}$ race:



Here the test again fails, while the factorial analysis is not quite sufficient, so that no definite opinion can be expressed.

Striping and double mottling will be discussed in a later paper in view of the analysis of another cross. It seems to me possible that the inheritance of ever-segregating mottling, true-breeding mottling, striping and double mottling can be brought under the same point of view with the aid of a slight completion of the hypothesis given above.

CHAPTER II

CHARACTERS OF THE POD WALL

A. Strength of the string

§ 1. *Previous investigations*

Difficulties in classification according to strength of string always played an important part in the investigations.

EMERSON (1904) reported on crosses between stringy and stringless podded varieties. The pods of F_1 plants were sometimes intermediate between the parent races, while in other crosses they were very nearly stringless, so that the difference between them and the pods of the stringless parent was scarcely discernible. In the F_2 generation of F_1 hybrids in which stringlessness was dominant, only stringless and stringy forms occurred and no intermediate ones (65 stringless and 33 stringy). In the F_3 -generation all stringy F_2 plants bred true. Part of the stringless ones also bred true; the other part segregated into 139 stringless and 56 stringy.

Where the F_1 was intermediate all three types occurred in the F_2 (114 stringless, 80 intermediate, 78 stringy). As to strength of string the intermediates, however, varied more in the second than in the first generation. Part of the stringless and stringy F_2 plants bred true. The remaining stringless and stringy plants and all intermediate ones segregated. From his table VIII we may derive as follows about the progeny of segregating F_2 plants:

F_2 plants	F_2 families	
	stringless + intermediate	stringy
stringless	51	19
intermediate	63	38
stringy	21	54

EMERSON therefore speaks of „reversal of dominance”.

WELLENSIEK (1922) crossed the stringy race Wagenaar with three different stringless races. In the F_1 generation of the three crosses stringlessness appeared to be dominant, while in F_2 a clear-cut monohybrid segregation occurred (41 : 18, 46 : 12 and 49 : 25; together 136 : 55). According to WELLENSIEK classification into stringless and stringy did not meet with difficulties.

JOOSTEN (1924) examined F_3 and F_4 generations of WELLENSIEK's material. He distinguished 4 degrees of stringiness. The clear monofactorial segregation into stringy and stringless seemed not to be confirmed.

JOOSTEN moreover tested a lot of so-called „stringless” races as to the degree of their stringlessness. For this purpose he worked out (according to length and strength of the string of boiled beans) a scale of „string numbers” ranging from 1—10. He pointed out the high variability of the character and the probable influence of external factors. On one and the same plant of some varieties pods with both weak or strong strings may occur. Really stringless races were not found.

At the same time he investigated the anatomical structure of the pod, especially of the sheath of the vascular bundle in the sutures. He distinguished two principal groups of sheath-types:

1. One type (type S) is characterised by the similarity of all the cells in the sheath; all are sclerenchymatic fibres, more or less impregnated with lignin.

2. The other type (HS) is characterized by a narrow group of wood cells, which may sometimes have sclerenchymatic fibres on the inside, found either alone or joined into larger or smaller groups. In varieties with type S not a single case of type HS occurred. In my investigation I have apparently to deal with the same two main types.

CURRENCE (1930) in crossing stringy and stringless races found in two crosses the F_1 stringless, in an other one intermediate. He classified the F_2 plants according to the area of sclerenchymatic fibres in the sheath: „stringless”, with an area of less than 0.005 square mm in each half of the sheath; „stringy”, with more than 0.005 square mm (this division lies between nos 3 and 4 of my fig. 4 p. 236). Furthermore, F_2 plants yielding only progeny with an area of 0.005 square mm or more were considered as homozygous stringy; F_2

plants yielding only progeny with less than 0,005 square mm as homozygous stringless; those plants of which the progeny included both groups were considered to be heterozygous. This method of classifying is rather arbitrary. According to F_2 and F_3 of his first cross (F_1 stringless) he arrived at the following results:

27 „stringless” F_2 plants consisted of	{	9 homozygous stringless,
		17 heterozygous and
		1 homozygous stringy.
13 „stringy” F_2 plants consisted of	{	4 heterozygous
		9 homozygous stringy.

The numbers of the three types (9 : 21 : 10) agree very well with the 1 : 2 : 1 ratio. For his second cross with stringless F_1 CURRENCE arrived at the same result. The F_1 of his third cross was distinctly stringy (intermediate). According to the F_3 progeny he estimated that there were among 83 F_2 plants (classified as 19 stringless and 64 stringy): 8 homozygous stringless, 44 heterozygous and 30 homozygous stringy. These figures agree more or less with the ratio 1 : 8 : 7. In order to explain the data of his three crosses CURRENCE assumes one dominant factor S producing stringlessness and a second factor T, which, when present, inhibits the action of the first factor (i.e. only tt SS and tt Ss are stringless). The first two crosses would be of the type tt SS (stringless) \times tt ss (stringy), F_1 stringless, F_2 ratio 3 stringless: 1 stringy. The third cross would be tt SS (stringless) \times TT ss (stringy), F_1 stringy, F_2 ratio 3 stringless: 13 stringy; the stringless plants are tt SS and tt Ss. CURRENCE tried to explain EMERSON's results on the same lines.

The main objection to this hypothesis of CURRENCE is the arbitrary way of classifying into the two groups stringy and stringless, even in the third cross with intermediate F_1 . The two types of sheaths, photographed by him, correspond exactly with the two main types of JOOSTEN and my-self (Cf. nos 2 and 8 of fig. 4).

§ 2. *The methods used*

The partly unclear, partly contradictory results of the investigations discussed above, showed the desirability of an accurate re-examination. The two main principles in investigating the inheritance of the string must be:

1. To examine the strength of string together with the microscopical anatomy.
2. To avoid an a priori division into only two or three types.

Strength of the string.

From each plant 3 nearly full-grown pods were taken. They were boiled (65 minutes) and afterwards stringed. After JOOSTEN's example I used a scale of „string numbers” ranging from 1 to 10 :

1. Without any string.
2. Length of string fragments less than 1 cm.
3. Length 1—2.5 cm.
4. Length 2.5—4 cm.
5. Length 4—5.5 cm.
6. *a.* Longer than 5.5 cm, but not continuous.
b. Continuous, but very tender and weak string.
7. Continuous, rather weak string.
8. Continuous string, rather strong.
9. Continuous string, difficult to break; yet ravelling out when drawn between two finger nails.
10. Continuous string; hardly to be broken between the finger tops; not ravelling out between the nails.

Dorsal and ventral string numbers are calculated by averaging the numbers of three beans; the string number of each plant is the average of the six numbers.

In some cases the six numbers differ greatly, the probable error of the average therefore being high. But in most cases they do not diverge so much. Usually the ventral string number is somewhat lower than the corresponding dorsal one.

The microscopical anatomy.

Strength of string depends upon the cell types which compose the sheath of the vascular bundles in the dorsal and ventral sutures of the pod. At the beginning of my investigations I described the anatomy of the sheath in each plant (3 pods; 2 cross sections of each pod) as accurately as possible. The following points, which refer to all plants, soon became clear to me:

1. The sheath always takes up about the same area.
2. It consists of the same three cell types.

3. These cell types have always about the same relative position.

Only the percentages of each cell type are variable. Therefore the one thing I had to do was to ascertain (by estimating) the percentages of the area taken up by each of these three cell types. For this purpose I studied cross-sections of one nearly full-grown pod from each plant. After some experiments I chose the double-staining method with methyl-green and alum-carmin for the differentiation of the cell types (STRASBURGER, 1923 p. 231). Besides all investigations have been made with a polarization microscope.

1. The area (cf. fig. 3; plates I and II).

The sheath lies outside the dorsal and ventral vascular bundle.

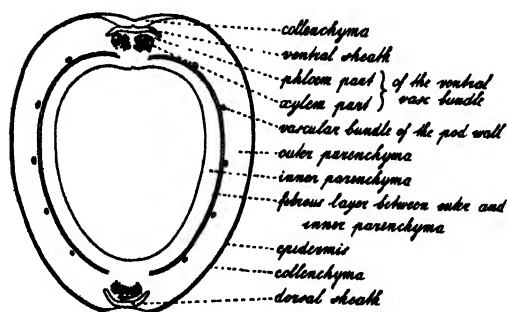


FIGURE 3. Cross-section of the pod.

The outer margin is formed by a crystal-layer (pl. II, nos 6 and 7). The inner margin is not so sharply marked. Yet outside the phloem portion of the vascular bundle we find as a rule some large parenchymatic cells (cf. plates I and II). They are considered

to form the inner margin of the sheath. Tearing off the string usually takes place along these cells. The number of cell-layers between the crystal-cells and those large parenchymatic cells varies for the dorsal sheath from 5 to 8, for the ventral one from 4 to 7. Outside the sheath collenchymatic cells are found (fig. 3; plates I and II); in other regions of the pod wall only the hypodermic layer is collenchymatic.

2. The cell types (cf. plates I and II).

a. Parenchymatic cells; non-lignified, with intercellular spaces; red-coloured by the alum-carmin.

b. Wood cells; cell wall only slightly thickened, strongly lignified. These cells are more or less isodiametrical (cf. pl. II nos 6 and 7). They are stained very dark by the methyl-green and do not show double refraction. Cf. the nearly black cell groups in plates I and II.

c. *Fibres*; cell wall strongly thickened. In longitudinal sections (pl. II no. 7) they show the typical characters of fibres: very much elongated, with narrow, oblique, simple pits. Stained with methyl-green their colour is a pale bluish green. They show a conspicuous double refraction.

3. The relative position (cf. fig. 4; plates I and II) and the percentages of the three cell types are best discussed in the description of the parent plants and F_1 .

§ 3. *Description of the parent plants and F_1*

1. *Fijne tros*.

The anatomical structure of the sheath is to be seen in fig. 4 nos 2 and 3 (sometimes between 3 and 4). Plate I no. 1 shows a microphotograph of this type. The outer part of the sheath consists of wood cells (between 40 and 75%), the inner part of parenchymatic cells. The fibres very often form four more or less distinct cell groups. This anatomical structure of the sheath corresponds with JOOSTEN's type HS. In all *Fijne tros* plants I grew in the years 1930—1933 the percentage of fibres varied between 0 and 25, usually between 5 and 15. The strength of string in *Fijne tros* lies between 2—3 and 5—6.

1930 (35 plants). Highest percentage fibres 10 (1 plant); generally 5% or lower. Unboiled beans nearly stringless (boiled beans not examined). Two plants (6—29 and 6—34) were crossed with *Wagenaar*; their percentages of fibres were resp. 4 and 2 (average of 3 pods; 2 sections of each pod).

1931. Strength of string and percentages of fibres in familie 6—29 are given in the subjoined table.

		Strength of string						Total
		1—2	2—3	3—4	4—5	5—6	6—7	
Percentages of fibres	0—10				1			1
	10—20			5	6	4		15
	20—30				1	2		3
	30—40							
Total				5	8	6		19

DORSAL SHEATH

VENTRAL SHEATH

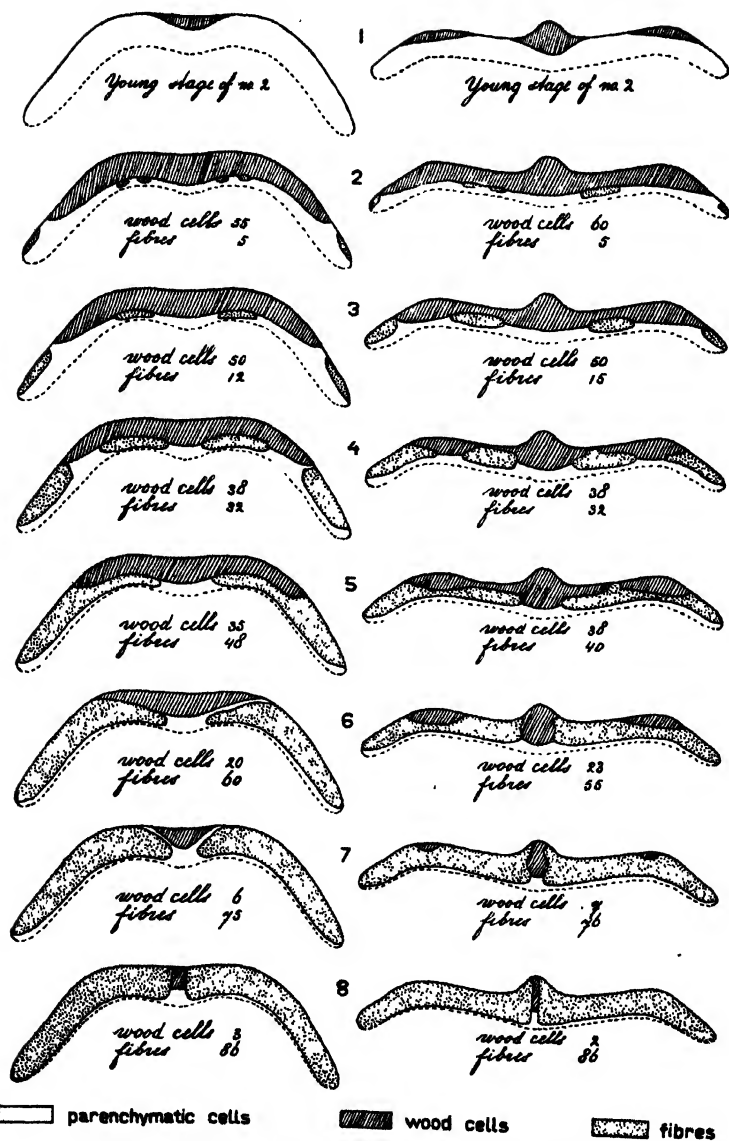


FIGURE 4. Scheme of the various sheath types.

Fijne tros: nos 2 and 3, sometimes between 3 and 4.

Wagenaar: no. 8.

F₁: nos 4, 5 and 6.

In F₂ all types 2—8 occur.

No. 1 is the young stage of no. 2, showing those parts of the wood cells which are first lignified.

In all plants the percentage of fibres was higher than in the mother plant 6-29 in 1930. External conditions may probably influence the percentage of fibres and the strength of string. I have tried to examine these influences by halving seedlings and cultivating the halves under different conditions of water supply. The results, however, were not quite decisive. — In family 6-34 there occurred 9 plants with strength 3—4 and 3 with 4—5; these plants have not been investigated anatomically.

1932. The three families belonged to the progeny of family 6-29 1931. Their string numbers and percentages of fibres are given in the subjoined tables. Family 173 (string number mother plant 3.6; percentage of fibres 10):

		Strength of string						Total
		1—2	2—3	3—4	4—5	5—6	6—7	
Percentages of fibres	0—10				4	1		5
	10—20			2	2	2		6
	20—30				1			1
	30—40							
Total				2	7	3		12

Family 178 (string number mother plant 4.4; percentage of fibres 6):

		Strength of string						Total
		1—2	2—3	3—4	4—5	5—6	6—7	
Percentages of fibres	0—10			2	3			5
	10—20				5			5
	20—30				1			1
	30—40							
Total				2	9			11

Family 179 (string number mother plant 5.4; percentage of fibres 25):

		Strength of string						Total
		1—2	2—3	3—4	4—5	5—6	6—7	
Percentages of fibres	0—10			1	0	2		3
	10—20			1	0	5		6
	20—30				2			2
	30—40							
Total				2	2	7		11

The mother plant of family 179 had the strongest string and highest percentage of fibres among the members of family 6—29 in 1931. It appears from the tables that in 1932 family 179 had the highest strength of string, though not a single plant reached the string number 6. Slight genetical differences seem probable.

1933. Cf. table 32. Between these families no conspicuous differences are found. Remarkable is one plant with strength 6.8 in family 327.

2. Wagenaar.

The anatomy of the sheath is shown in fig. 4 no. 8 and pl. II no. 5. Nearly the whole sheath consists of fibres. These fibres are separated into two parts by a small group of wood cells and parenchymatic cells in the middle. This group of cells nearly always has the same shape as in fig. 4 and pl. II. In the dorsal sheath the wood cells may be totally lacking in a few cases; the fibres then form one continuous group. In the ventral sheath the group of wood cells and parenchymatic ones is extremely narrow and is formed, without any exception, by the two epidermal cell layers. The Wagenaar sheath corresponds with JOOSTEN's type S (cf. p. 231).

Both anatomical structure and strength of string show hardly any variability in the Wagenaar race. The string number is nearly always 10, never lower than 9.

3. F₁ generation.

Its anatomy corresponds with fig. 4 nos 4, 5 or 6; pl. I no. 2 or between 2 and 3. The percentage of fibres varies (one pod of each

plant has been investigated) between 20 and 65. Fig. 4 and plate I show clearly that the relative position of the cell types is exactly the same as in the Fijne tros race. The groups of fibres, however, are greater and often form (fig. 4 nos 5 and 6) one continuous group in each half of the sheath. In the ventral sheath the wood cells often lie in three groups, separated by fibres.

The three F_1 plants in 1931 showed (5 pods stringed and 5 anatomically investigated) the following figures:

	String number			% fibres	% wood cells
	dorsal	ventral	average		
55-2	7.6	7.0	7.3	50	30
55-4	7.5	7.8	7.7	50	26
55-6	7.6	6.6	7.1	56	24

The remaining F_1 plants (1932 and 1933) are shown in table 33. The strength of string always lies between 6 and 8. The probable error of these string numbers is very small. The pods of some plants with strength 6—7 received the qualification „rather young” (based upon the very young seeds in the examined pods).

The variability in the percentage of fibres in these F_1 plants is very high. Partly this will be due to the fact that but one pod of each plant has been examined. In the F_2 generation no differences between the progenies of F_1 plants with 20 and with 50% fibres have been found (cf. next § and table 37).

§ 4. Analysis of the F_2

In the correlation tables 34, 35 and 36 the three F_2 families of 1932 (55-2, 55-4 and 55-6) are shown, arranged according to strength of string and percentage of fibres. The correlation between these two characters is rather strong and it might have been even stronger, if the anatomy of more than one bean could have been investigated. In a sheath without or nearly without fibres the percentage of wood cells probably slightly influences the strength of string.

In some cases of very bad agreement between string number and percentage of fibres I find the probable cause in my notes, viz. that

only one very bad pod was available for the string investigation. Another remarkable cause of discrepancies between the two characters was the following. In F_2 some plants have pods with strong ventral curvature. When I gathered these pods it might happen that the ventral string broke in one or more places without my noticing it. The same breaking may occur in the boiled strongly curved beans. This breaking of the string in curved beans I have not sufficiently realized in the beginning of the F_2 investigation. After becoming aware of it, I reexamined the records, and found indeed that in some cases of strong discrepancies (high percentage of fibres, low string number) in curved beans the ventral string number was extremely low; sometimes the unusual high strength of the short ventral string fragments was mentioned. A third cause of inaccuracy lies in the difficulty of always using the same standard for the strength of string. In spite of these and possibly other causes of inaccuracy the F_2 and F_3 results lead to very definite conclusions.

The undermost rows of the three tables 34, 35 and 36 show that a division into three groups, *Fijne tros*, F_1 and Wagenaar (according to strength of string) is impossible. Nor can we discern a definite Wagenaar type from a not-Wagenaar type, though the number of plants with strength 8—9 is not very high.

With regard the anatomy of the sheath all types of fig. 4 or plates I and II occur. From this continuous series it becomes entirely clear that the relative position of the three cell types is always the same. In this respect I wish to mention a remarkable analogy. Figure 4 no. 1 shows those parts of the wood cells of no. 2 which are lignified first; these parts are exactly the same as the narrow groups of wood cells in the sheath types nos. 6 and 7.

Though the anatomical structures showed a continuous series, the pure stringy type (i.e. the Wagenaar-type) always could be nicely discriminated. Its characteristics are (cf. fig. 4 no. 8; pl. II no. 5): sheath entirely consisting of fibres, except for the narrow rectangular part in the middle, which in the ventral sheath is strictly limited to the continuation of the two epidermal cell layers.

This pure stringy (Wagenaar) type is to be found in the correlation tables 34, 35 and 36 under the group with 80% fibres or more. It will be seen that nearly all F_2 Wagenaar-types have the string num-

ber 9—10 and likewise that nearly all F_2 plants with string number 9—10 are of the pure stringy Wagenaar type.

All F_2 families investigated are found in table 37 (in table 36 only part of fam. 55-6 is recorded). Each family shows a clear cut monofactorial segregation (1 : 3) into a pure stringy type (Wagenaar) and a not pure stringy one. All families together give:

	not pure stringy	pure stringy (Wagenaar)	total
Observed	1088	350	1438
Expected 3 : 1 . .	1078.5	359.5	
D/m	0.58		

In table 37 there is a difference between the three F_2 families of 1932 and those of 1933. In the first three families many not pure stringy plants occur with string number 8—9 and even a few with 9—10; their average strength is 6.30. In the families of 1933 on the other hand, the pure stringy (Wagenaar) type is by its strength of string markedly different from the remaining not pure stringy plants. Not any of the latter has a string number 9—10 and only a few 8—9; their average strength is 5.76.

I am not certain what this difference between the F_2 families of 1932 and 1933 means. Some F_1 mother plants of the latter families indeed had a somewhat lower string number and a lower percentage of fibres than the three F_1 plants in 1931. It must, however, be remarked that of each F_1 plant in 1932 only one pod was investigated anatomically (in 1931 five) and that the F_2 families 393—400 (1933) in table 37 do not show differences between the progeny of F_1 plants with a high and that of F_1 plants with a low percentage of fibres. Moreover strength of string and percentages of fibres in the Wagenaar and Fijne tros parent plants (and their progeny; compare the table on p. 235 with the first table on p. 237) of the two groups of F_2 families were the same. Possibly the differences between the F_2 families of 1932 and those of 1933 may be (partly) due to weather influences or to differences in classification caused by the subjective method of determining the strength of string.

§ 5. *F₃ generation and backcrosses*

As might be expected all pure stringy F_2 plants (Wagenaar type) breed true in the F_3 (table 38). The strength of string is nearly always 9—10. Many hundreds of these F_3 plants have been investigated anatomically; their sheath always shows the characteristics of the pure stringy Wagenaar type.

In tables 39 and 40 the F_3 progeny of not pure stringy F_2 plants is found. The families in the two tables have been arranged according to increasing strength of string in the F_2 mother plants. Those in table 39 segregate the pure stringy (Wagenaar) type, while those in table 40 do not.

As to the segregating families in table 39 the numbers of the two types always fit in very well with the 3 : 1 ratio. In all these families together there occur:

	not pure stringy	pure stringy	total
Observed	475	163	638
Expected 3 : 1 . . .	478.50	159.50	
D/m	0.32		

The F_2 mother plants, however, vary in their strength of string between 3.5 (with 10% fibres) and 9.4 (with 82% fibres). The ratio of the pure stringy type (controlled in its anatomical structure) is exactly the same in all families. We find for instance:

	not pure stringy	pure stringy
in the first 12 families . .	163	59 (expected 55.50)
in the last 12 families . . .	216	71 (expected 71.75)

As to the not pure stringy type there are, however, striking differences between the families! If the F_2 mother plant has a low string number and percentage of fibres, the two types may be easily discerned in the F_3 family; not pure stringy types with a higher string

number than 6—7 or 7—8 do not occur. In families of F_2 plants with high string number and percentage of fibres the two types on the contrary can not be discriminated by strength of string at all: many plants with string numbers 8—9 and 9—10 are not of the pure stringy Wagenaar type. Discrimination, however, is always possible by means of anatomical investigation.

Table 40 shows the F_3 families which do not segregate the pure stringy type (progeny of 55-2 kept apart from 55-4; in table 39 the two progenies have been arranged in one series). Possibly some families might have segregated the pure stringy type, if a greater number of F_3 plants could have been examined. Here as well as in the segregating families, there is a correlation between strength of string in the F_2 mother plants and in their F_3 progeny, though there is some regression. A comparison of table 40 with table 32 (Fijne tros families in 1933) shows that no F_3 families with lower string numbers than those of table 32 occur among the families of table 40.

In table 41 the F_2 mother plants of all F_3 families are represented; they are arranged according to strength of string, percentage of fibres and their F_3 progeny (non-segregating, segregating and pure stringy). 29 families segregate the pure stringy type, 24 families do not. This serious divergence from the expected 2 : 1 ratio may be partly due to the very low number of plants which has been investigated in some of the non-segregating families.

From these F_1 , F_2 and F_3 results we may conclude that one main factor is responsible for the differences between the sheath types of Wagenaar and Fijne tros. The F_1 is intermediate, though approaching the Fijne tros parent. In F_2 only one fourth, the homozygous pure stringy plants (Wagenaar type) may be discerned from the remaining not pure stringy ones; the pure stringy type therefore might be indicated as „recessive”.

The stringiness of the not pure stringy types (homozygous and heterozygous) is influenced by other factors. For me it is impossible to say with certainty something about their number and character. Especially the heterozygous type seems to be greatly influenced by these factors. As a result some families with a nearly „stringless” mother plant (e.g. string number 4) segregate into „stringless” and „pure stringy” without (or nearly without) „intermediate” forms with string numbers 6, 7, 8 or 9 (cf. table 43, families 496, 507, 503).

The backcrosses of F_1 with the two parent types confirmed the monofactorial scheme of the inheritance of stringiness. In the backcross with Fijne tros not a single pure stringy plant has been found. The string numbers in this backcross were:

1—2	2—3	3—4	4—5	5—6	6—7	7—8	8—9	9—10	total.
0	4	16	32	22	32	42	3	0	151

In the backcross with Wagenaar (table 42) there occurred:

	not pure stringy	pure stringy (Wagenaar)	total
Observed	163	139	302
Expected 1 : 1 . . .	151	151	
D/m	1.38		

The not pure stringy backcross plants of 1933 had lower string numbers than those of 1932 (cf. table 42). Exactly the same difference as had been found between the F_2 families of those years (cf. p. 241). I am not certain about the cause of it. It may be due to genetical differences in the Wagenaar race. Possibly, however, the differences are caused by weather influences or by the subjective method of determining the strength of string. All not pure stringy backcross plants are heterozygous for the main factor and therefore in all their progenies the pure stringy type must appear. These progenies are given in table 43. No. 492 (12 individuals) is the only family which does not segregate the expected pure stringy type.

As concerns the symbolizing of the main factor for stringiness CURRENCE used the symbol S for the monofactorial difference between stringy and stringless types. The symbol S, however, is generally used (TSCHERMAK, TJEJBES and KOOIMAN) for the striped character of the seedcoat. I, therefore, will use the abbreviation St to symbolize the monofactorial main difference between the two races.

Fijne tros (nearly stringless) St St.

Wagenaar (pure stringy) st st.

B. Toughness of the pod wall

§ 1. *Previous investigations*

When the pod wall is characterized, two main types are generally distinguished:

1. Tough, parchmented or fibrous.
2. Tender, non-parchmented or fibreless.

EMERSON (1904, p. 54) found a „strong tendency toward dominance of tenderness, the pods of first generation hybrids being „almost as tender as the tender podded parent“. In the second generation (different crosses combined) he found 22 tender-podded plants, 38 intermediates and 17 tough-podded ones.

TJEBBES and KOOIMAN (VII, 1922) on the other hand observed in F_1 dominance of the parchmented type. In F_2 they found segregation into 174 parchmented and 38 non-parchmented; 130 segregating F_3 families segregated into 1572 and 512. They therefore suggest a monofactorial segregation.

TSCHERMAK (1901 and 1902) mentioned dominance of „gewölbt“ over „eingezogen“. He found (1922 p. 40) in the cross „Tausend für Eine“ \times „Anker“ among 94 F_2 plants „16 mit Schnür-oder Perlhülsen, 78 mit glattgewölbten Hülsen (vermutlich 3 : 13), was auf bifaktorielle Grundlage hinweist“.

CURRENCE (1930) reported on F_1 , F_2 and F_3 of crosses between fibrous and fibreless pods, of which the F_1 was always fibrous. The difficulties of properly classifying the F_2 plants appeared to be very great. Of 23 F_2 plants e.g., which had been classified as fibrous, there appeared to be according to their F_3 progeny: 7 homozygous fibreless, 11 heterozygous and 5 homozygous fibrous (Cf. his table VI).

LAMPRECHT (1932b, p. 306ff.) distinguished the two main types „einfach gewölbt“ and „eingeschnürt“. He obtained entirely new results, which may be shortly reviewed. Cross XVII: Both parents and F_1 „einfach gewölbt“ (one of the parents less typical). F_2 segregated into 563 „einfach gewölbt“ and 34 „eingeschnürt“ ($= 1/16$). Among the first group typical and less typical forms occur in the ratio 1 : 2. „Dies lässt die Annahme wahrscheinlich erscheinen, dass „teils die beiden für die Ausbildung der einfach gewölbten Hülse „verantwortlichen Faktoren je für sich eine weniger typisch ge-

„wölbte Hülse bedingen und dass dies teils auch für die in diesen „beiden Faktoren heterozygoten Typen der Fall ist; bei dieser „Annahme haben wir mit folgendem theoretischen Verhältnis zu „rechnen: 5 typisch einfach gewölbt: 10 weniger typisch gewölbt: „1 eingeschnürt.... Damit soll nicht behauptet werden, dass es „sich so verhalten muss. Die weniger typisch gewölbten Hülsen „könnten auch durch den Effekt anderer in den in Rede stehenden „Biotypen vorkommenden Faktoren bedingt werden“. Cross XVIII: Again both parents and F_1 „einfach gewölbt“. In F_2 segregation of $1/64$ „eingeschnürt“ (1635 and 30). Cross XII: Between an „einfach gewölbt“ and an „eingeschnürt“ race; F_1 „einfach gewölbt“. In F_2 the ratio of the two types is 9 : 7 (348 and 311).

The results of these three (and other) crosses LAMPRECHT explains by the adoption of the four factors Fa, Fb, Fc and Fd. „Fa ist ein „Faktor, dessen Anwesenheit erforderlich ist, wenn es überhaupt „zur Ausbildung einer einfach gewölbten reifen Hülsenwand kommen soll. Er wirkt demnach als Grundfaktor. Fb, Fc und Fd sind „drei Faktoren, die je für sich allein, aber nur bei Anwesenheit von „Fa zur Ausbildung einer einfach gewölbten, reifen Hülse führen“.

Further on I shall have to revert to his view about the anatomical base of the pod wall character.

The cross Fijne tros \times Wagenaar is of a type up to now not described as far as I know.

§ 2. Description of the parent plants and F_1

Figures 5 and 6 show the full grown and the dry pods of Wagenaar, F_1 and Fijne tros; on fig. 7 halves of dry pods are to be seen.

Fijne tros is a race with non-parchmented, tender pod wall, which in the ripe pods is greatly constricted between the seeds and then has a much shrivelled surface. A membrane (parchment layer) is never found in boiled beans.

The Wagenaar race has a „semi-parchmented“ pod wall, which in the ripe pod is only slightly constricted and shrivelled in a rather variable degree. Wagenaar can be threshed. (Fijne tros cannot). In boiled beans a thin, weak membrane can be shown by scraping off the outer, soft layers.

The F_1 pod wall is strongly parchmented, neither constricted nor shrivelled. The dry pods sometimes dehisce of their own accord

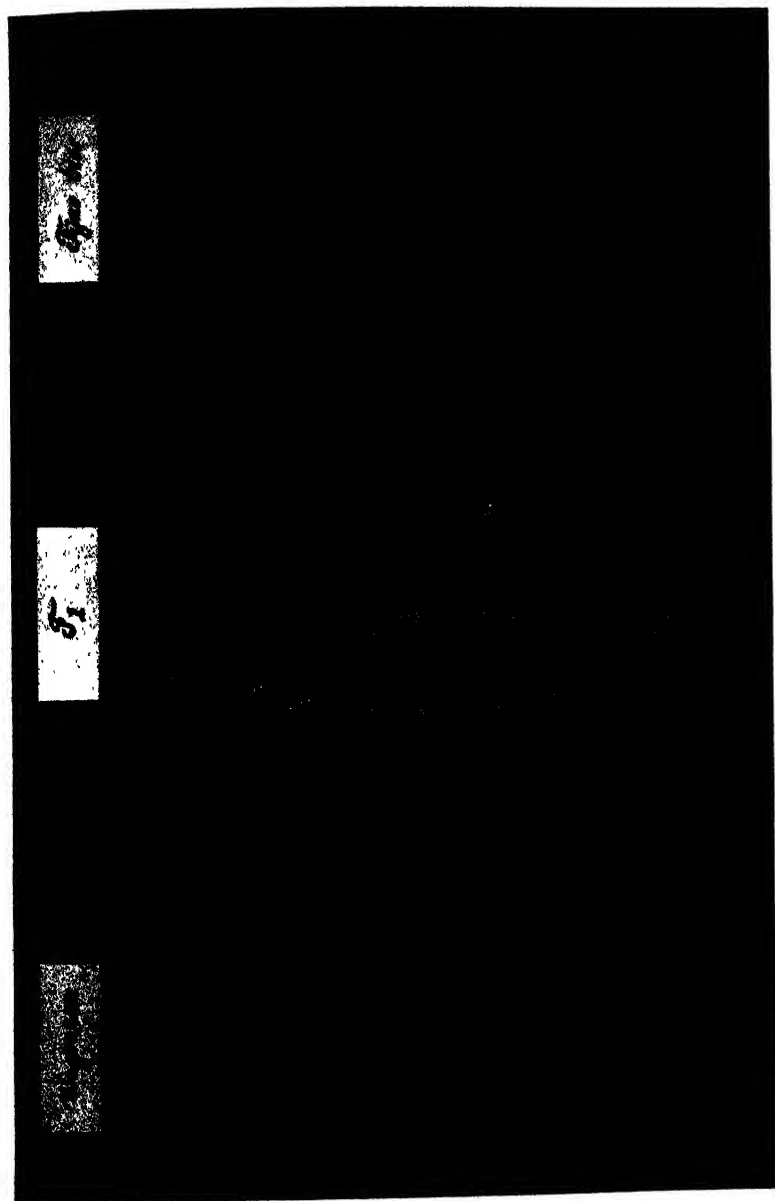


FIGURE 5. Full grown pods.

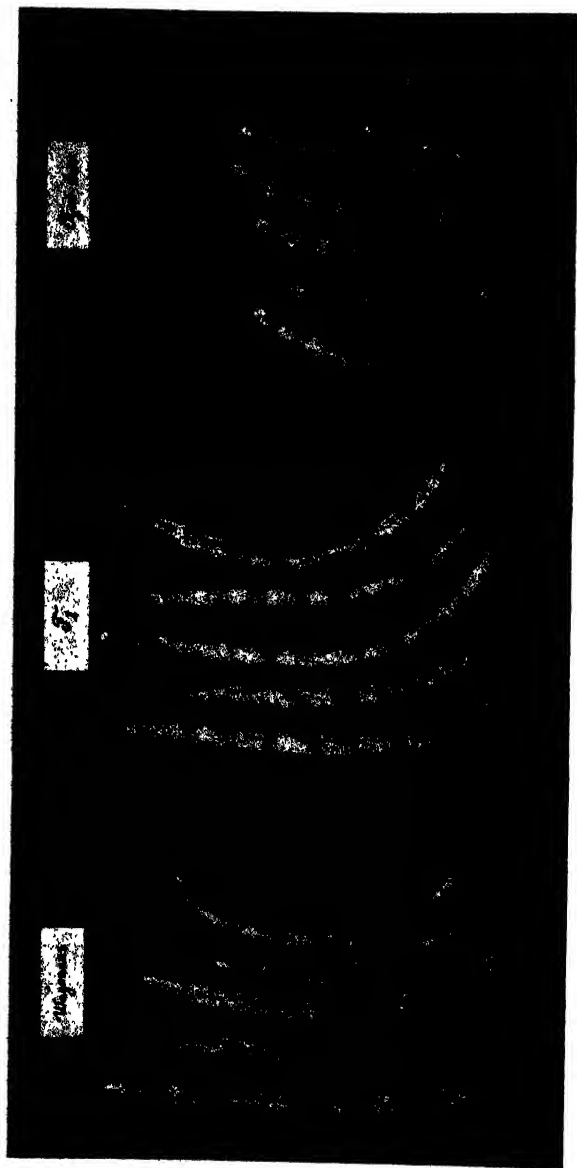


FIGURE 6. Dry pods.

and roll up spirally. In boiled beans the membrane is extremely thick and tough.

As regards the anatomy (cf. fig. 3, p. 234) the pod wall of each of the three types consists of an outer parenchyma (with the vascular bundles) and an inner parenchyma. In the Wagenaar race



FIGURE 7. Halves of dry pods. .

outer and inner parenchyma are separated by a layer of fibrous cells, which run obliquely across the pod wall. Only the cells in the outer part of the layer are somewhat thickened and lignified. This lignified part is rather variable; sometimes true fibres are not found at all, in other cases the greater part of the layer is lignified.

In the Fijne tros race a fibrous layer does not occur. Yet the separation between inner and outer parenchyma is usually clear, on account of some differences in cell width and shape, the occurrence of crystal-cells and sometimes of a few scattered fibres.

In all F_1 plants the fibrous layer is as thick as (or even somewhat thicker than) in the Wagenaar race; it is totally lignified. The cell walls, however, are never very much thickened.

So the three types Fijne tros, Wagenaar and F_1 seemed to be quite different. In the second generation therefore the bifactorial ratio 4 : 3 : 9 might be expected, analogous to results obtained with *Pisum sativum* (WELLENSIEK, RASMUSSEN) and *Vicia Faba* (SIRKS 1932, p. 319: „der Faktor Q verursacht eine lederartige Hülsestruktur, welche vom S-Faktor verstärkt werden kann; der „S-Faktor als solcher hat bei Abwesenheit des Q-Faktors keine „Wirkung“).

§ 3. Segregation in F_2 , F_3 and backcrosses

In all F_2 plants I studied the character of the pod wall, making use of three different characteristics:

1. Toughness of the parchment-layer in three nearly full grown boiled beans of each plant.
2. Microscopical structure of the fibrous layer on cross-section.
3. Degree of shrivelling and constriction of the ripe pods.

By none of these methods (nor by combining two or all three) I arrived at a perfectly sharp division into two or three types. The relation between toughness, microscopical structure, and constriction and shrivelling of the dry pod wall generally was the same as was expected on the ground of parent types and F_1 , though some exceptions occurred. Intermediate types were usually intermediate in all respects.

The only fairly marked division was into *n o n-p a r c h m e n t e d* (Fijne tros type) and *p a r c h m e n t e d* (in all degrees). In some intermediates between Fijne tros and Wagenaar the anatomical structure was decisive for discriminating the non-parchmented type: total lack of the fibrous layer; some scattered fibres or groups of fibres may occur. In a very few cases the existence of a layer was doubtful and could not be ascertained with certainty from cross-sections.

In the F_3 -families the number of this purely non-parchmented type was always about $\frac{1}{4}$ (highest D/m value 0.88). All families together (table 44) gave:

	non-parchmented	parchmented	total
Observed	310	958	1268
Expected 1 : 3. . . .	317	951	
D/m	0.45		

Among the 302 backcross plants $F_1 \times$ Wagenaar and the reciprocal cross not a single non-parchmented plant occurred. Discrimination between Wagenaar and F_1 type was not possible.

The backcross plants Fijne tros $\times F_1$ could easily be divided into 87 non-parchmented (3 less typical) and 56 parchmented (most of them of the F_1 type; 6 more or less Wagenaar type). The deviation of the expected monofactorial backcross numbers 71.5 : 71.5 is very great, $D/m = 2.58$. This backcrossing, however, was chiefly done with a view to seedcoat colour of coloured flowering plants; as the castration of the Fijne tros mother plant was performed less accurately than in other crosses, there may be among the white flowering, non-parchmented plants some pure Fijne tros individuals. The figures in the backcross are:

	white-flowering		violet-flowering	
	non-parchmented	parchmented	non-parchmented	parchmented
Observed	46	27	41	29
Expected 1 : 1 : 1 : 1 . . .	35.75	35.75	35.75	35.75
D/m	2.01	1.71	1.06	1.32

In the F_3 generation all non-parchmented F_2 plants bred true; fibres may occur, but only in scattered groups between outer and inner parenchyma, never forming a more or less continuous layer.

Of parchmented F_2 plants 38 F_3 families segregated into both types; 25 families did not segregate the non-parchmented Fijne tros type (expected according to the 2 : 1 ratio 42 and 21). The segregating families are to be found in table 45. The agreement with the unifactorial ratio is quite satisfactory:

	non- parchmented	parchmented	doubtful	total
Observed	170	539	7	716
Expected 1 : 3. . . .	179	537		

(The 7 doubtful plants have not been investigated anatomically).

F₂ plants of the strongly parchmented F₁-type sometimes segregated (except for non-parchmented plants) into strongly and semi-parchmented, in other cases the latter type was not found or only in a few plants. Semi-parchmented F₂ plants generally gave none or only few of the strongly parchmented type. It was, however, on the very ground of the F₃ segregations impossible to conclude to a bifactorial segregation.

Figure 8 shows a plant of the non-parchmented „Perfect” race, of which one branch bears three pods of the parchmented type. It may be of some importance with a view to the inheritance of this pod character to examine the offspring of this plant. WOYCICKI (1930) mentioned a probable case of mutation from non-parchmented into parchmented in the variety „Japonaise”.

Now I will revert to LAMPRECHT's investigations. He writes (1932*b*, p. 309): „Die Steifigkeit der Bauch- und Rückennaht beruht auf „einer Einlagerung von Sklerenchymzellenbändern, was u.a. von „JOOSTEN (1927) untersucht worden ist. Die Steifigkeit der übrigen „Hülse wird durch Einlagerung einer Kollenchymzellenschicht unter „der Epidermis verursacht”. And (p. 314): „Mit ziemlicher Wahrscheinlichkeit kann angenommen werden, dass diese Faktoren (i.e. „Fb, Fc and Fd) für einen Verholzungsprozess der unter der Epidermis gelegenen Kollenchymzellenschicht verantwortlich zu machen „sind”.

If LAMPRECHT's supposition about the collenchymatic layer as the anatomical base of his types „einfach gewölbt” and „eingeschnürt” is confirmed by further anatomical investigations, there would be two quite different types of toughness of the pod wall.

About the connection between his pod wall characters „einfach gewölbt” and „eingeschnürt” and stringiness LAMPRECHT writes

(1932*b*, p 308): „Ein weiteres Charakteristikum (der eingeschnürten „Hülsen) gegenüber der ersten Gruppe ist ferner, dass hier auch „Rücken- und Bauchnaht der Hülsen beim Reifen in hohem Grade „nachgeben und eingezogen werden. In der ersten Gruppe gewahrt „man auch bei den weniger typisch einfach gewölbten Hülsen stets

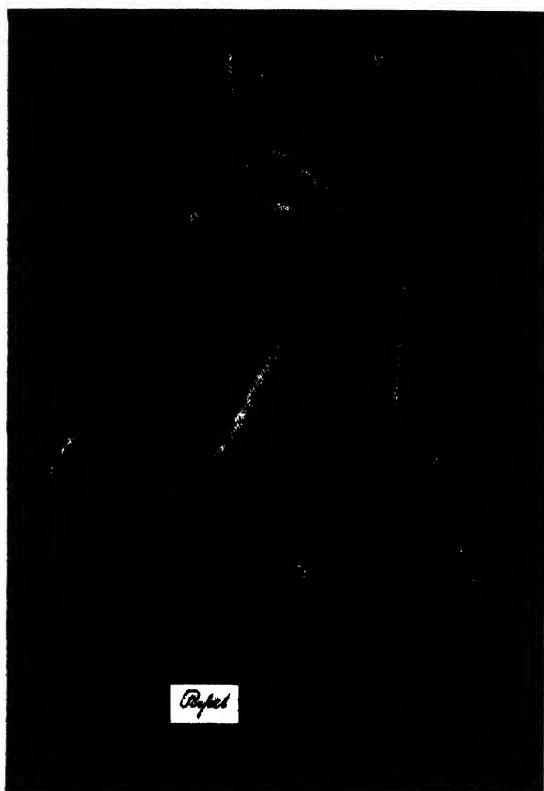


FIGURE 8. Somatic variation in the tender-podded „Perfect” race.

„eine gewisse Steifigkeit der Rücken- und Bauchnaht. Unter den „Typen mit eingeschnürten Hülsen scheinen demnach keine solchen „mit stärkerer Fädigkeit vorzukommen”. And about the possible influence of the „groundfactor” Fa (p. 314): „Es verbleibt zu unter- „suchen ob es bei Anwesenheit von Fa bzw. fa allein zur Ausbildung „nur eines unbedeutenden Sklerenchymstreifens längs der Rücken-

„naht (und vielleicht auch längs der Bauchnaht), der sogenannten „Fädigkeit der Bohnenhülsen, kommt oder nicht, und inwiefern „sich Fa hierin von fa unterscheiden lässt“.

In the cross Fijne tros with Wagenaar toughness of the pod wall and stringiness are quite independent of each other, both characters depending on a different main factor. Only one F_2 family (55-4 1932) has so far been investigated with a view to linkage relations. In this family the four possible types occurred in the expected 1 : 3 : 3 : 9 ratio of independent inheritance.

	non-parchmented		parchmented		total
	pure stringy	not pure stringy	pure stringy	not pure stringy	
Observed	25	96	96	271	488
Expected					
1 : 3 : 3 : 9 .	30.5	91.5	91.5	274,5	

As it is not possible to decide about the homology of the main factor for toughness of the pod wall in the cross Fijne tros \times Wagenaar with one of the factors of LAMPRECHT, I will use the symbol To for this factor.

Wagenaar (semi-parchmented) To To.

Fijne tros (non-parchmented) to to.

SUMMARY

1. Seedcoat colour is produced by the „ground factor” P (fundamental gene of LAMPRECHT, ferment factor of KOOIMAN) together with at least one „complementary factor” (colour genes of LAMPRECHT; chromogenous factors of KOOIMAN). „Modifying factors” (intensifying factors of Kooiman) only influence the colours produced in case of cooperation between groundfactor and complementary factors. White-seeded plants generally have white flowers and green stems.

2. Segregation for stem and flower colour in the cross Fijne tros with Wagenaar depends upon the „ground-factor” P and the „violet factor” V. Fijne tros (pp VV) has a green stem, white flowers and white seedcoat. Wagenaar (PP vv) a rose stem, very pale rose flowers and yellowish seedcoat. F_1 (Pp Vv) has a dark blue violet stem and violet flowers; its seedcoat is „black mottled” (dark pattern colour black; background colour brown, variably tinged with greyish indigo). F_2 segregates according to the 4 : 3 : 9 ratio into the three stem and flower colour types. As regards the violet flower colour Vv plants are of a somewhat paler violet than the VV ones. In F_2 there is a shortage of the rose type, together with an excess of the violet one. This shortage (and excess) are even more strongly marked in F_3 families which segregate for the two factors P and V, and could as yet not be explained.

3. The mottled seedcoat in the cross is of the ever-segregating type. It is supposed to depend upon the factor M for mottling, which locally suppresses the influence of the dominant (complementary) factor C; these two factors are absolutely (or nearly absolutely) linked. Fijne tros $\widehat{cM} \widehat{cM}$, Wagenaar $\widehat{Cm} \widehat{Cm}$, F_1 $\widehat{Cm} \widehat{cM}$, i.e. mottled. Each mottled plant segregates into:

- 1 background colour type $\widehat{cM} \widehat{cM}$,
- 2 mottled-seeded plants ($\widehat{Cm} \widehat{cM}$) and
- 1 dark pattern colour type ($\widehat{Cm} \widehat{Cm}$).

4. Segregation for seed coat colour. As the segregation into coloured-seeded (-flowering) and white-seeded (-flowering) is unifactorial, both parent races must have at least one complementary factor in common. It is therefore not possible for me to judge about the complementary or modifying character of the factors involved in the segregation. All Sh colours correspond with the J colours of LAMPRECHT. I therefore use the factor symbols C, G, B and V in agreement with LAMPRECHT (according to the latter, all these factors are complementary ones). If LAMPRECHT's complementary factor J is supposed to be homozygously dominant in Fijnetros and Wagenaar, the (modifying) factor Sh I must suppose to be homozygously dominant in LAMPRECHT's colours.

All PJSh plants have a shiny seed coat. The various PJShC colours (shiny dark pattern colours) depend upon the influence of the „orange factor" G, the „gray greenish brown factor" B and the „violet factor" V.

yellowish (Wagenaar)	PJShCgbv (no. 3)	} v = pale rose flower and rose stem.
orange (=yellow brown)	PJShCGbv (no. 9)	
greenish brown	PJShCgBv (no. 15)	
brown	PJShCGBv (no. 21)	
violet	PJShCgbV (no. 6)	} V = violet flower violet stem.
brown violet	PJShCGBV (no. 12)	
black	PJShCgBV (no. 18)	
„	PJShCGBV (no. 24)	

The PJSh c v colours (shiny background colours in pale rose flowering plants) do not much differ from the corresponding yellowish, orange, greenish brown and brown PJSh C v dark pattern colours; they are as a rule somewhat paler (with the greenish brown PJSh C g B v colour, however, a more gray brown c colour corresponds).

The PJSh c V colours (shiny backgroundcolours in violet flowering plants) usually differ greatly from the corresponding violet, brown violet and black PJSh C V dark pattern colours. They are but partly tinged with violet or blue. These tinges are extremely variable in beans of the same plant; in some plants they are totally lacking. The non-tinged beans (or parts of beans) much resemble the pale yellow, pale orange, gray brown and (pale) brown PJSh c v background colours in pale rose flowering plants; their hilumring colour, however,

is less bright. The 8 PJSh c shiny background colours may be indicated as follows:

pale yellowish	PJShcgbv (no. 1)	} v = rose stem.
pale orange	PJShcGbV (no. 7)	
gray brown	PJShcGBv (no. 13)	
(pale) brown	PJShcGBV (no. 19)	
pale yellowish tinged with plumbago violet	PJShcgbV (no. 4)	} V = violet stem.
pale orange tinged with ageratum blue	PJShcGbV (no. 10)	
gray brown tinged with slate blue	PJShcGBV (no. 16)	
(pale) brown tinged with greyish indigo	PJShcGBV (no. 22)	

The „shine” factor Sh influences the C dark pattern colours and the c background colours in quite a different manner.

All PJsh C dark pattern colours are somewhat paler and especially less shiny than the corresponding PJSh C shiny dark pattern colours.

All PJsh c background colours have a yellow brown hilumring, but for the rest their seedcoat is nearly colourless: hilumring type. The factors G, B and V influence hardly or not at all this PJsh c hilumring type; in violet V plants the hilumring is somewhat less bright than in rose v plants.

5. The strength of string. Strength of string mainly depends upon the percentage of fibres in the sheath of the vascular bundles in dorsal and ventral sutures. The following points refer to all plants:

a. The ventral sheath consists of 4—7, the dorsal of 5—8 cell layers.

b. In each sheath there occur parenchymatic cells, wood cells and fibres.

c. These three cell types always have the same relative position (cf. fig. 4).

Of each plant the „string number” (1—10) of boiled pods and the anatomical structure of the sheath were determined. Wagenaar (fig. 4 no. 8) is a pure stringy type, string number always 9—10. Its sheath consists entirely of fibres, except for a narrow part in the middle. Fijne tros (fig. 4 nos 2 and 3) is so-called stringless. Its string number varies between 2—3 and 5—6, mostly it is 3—5. Slight genetical differences probably occur. The sheath mainly consists of wood cells (40%—75%); the fibres usually form four small groups. Their per-

centage varies between 0 and 25; as a rule it lies between 5 and 15. The F_1 (fig. 4, nos 4, 5 and 6) is intermediate, though approaching the Fijne tros type. Strength of string 6.5—7.5. The percentage of fibres (one pod per plant investigated) varies between 20 and 65. In F_2 (and F_3) the pure stringy Wagenaar type (st st) reappears in a clearly unifactorial way; it invariably breeds true. The percentage of fibres and the strength of string in homozygous and heterozygous St plants are influenced by other factors. According to their F_3 generation St St F_2 -plants vary between string numbers 2—3 (nearly without fibres) and 7—8 (with $\pm 50\%$ fibres); St st plants between string numbers 3—4 (with $\pm 10\%$ fibres) and 9—10 (with $\pm 85\%$ fibres).

F_3 families with lower string numbers than in the Fijne tros race have not been found. In a sheath without or nearly without fibres the percentage of wood cells may slightly influence the strength of string.

6. Toughness of the pod wall. A tough or parchmented pod wall is due to a fibrous layer between inner and outer parenchyma. In the Fijne tros race the fibrous layer is totally lacking; the dry pod is conspicuously constricted and shrivelled. The Wagenaar race has a rather weak fibrous layer; only part of its cells are lignified. In F_1 the fibrous layer is extremely thick and hard; all its cells are lignified. The dry pod is not constricted or shrivelled at all. In F_2 a 4 : 3 : 9 ratio might be expected. The segregation into non-parchmented (to to) versus parchmented (To To) is unifactorial. Distinguishing the parchmented pods into two or more types, however, seems to be impossible. Hence we are unable to judge, whether we have to deal with one or possibly with more additional factors by which the influence of the To factor is intensified.

7. Leaving out all not quite certain factors the formulae for stem, flower and seedcoat colours, motthing, strength of string and toughness of the pod wall are:

Fijne tros pp JJ ShSh (or Shsh) $\widehat{cM} \widehat{cM}$ GG BB VV StSt toto;
Wagenaar PP JJ ShSh $\widehat{Cm} \widehat{Cm}$ gg bb vv stst ToTo.

LITERATURE

For a review of the literature up to 1931 cf. KOOIMAN, Monograph on the genetics of *Phaseolus* (Bibliographica Genetica VIII, 1931).

CURRENCE, T. M., 1930. Inheritance studies in *Phaseolus vulgaris*. Bull. 68 Agric. Exp. Stat. Minnesota, p. 1—28.

DENAIFFE, 1906. Les Haricots. Paris, Baillière et fils. Librairie Horticole.

EMERSON, R. A., 1902. Preliminary account of variation in bean hybrids. 15th Ann. Rep. Nebr. Agric. Exp. Stat. p. 30—49.

EMERSON, R. A., 1904. Heredity in bean hybrids. (*Phaseolus vulgaris*). 17th Ann. Rep. Nebr. Agric. Exp. Stat. p. 34—61.

EMERSON, R. A., 1909a. Factors for mottling in beans. Amer. Breed. Ass. Proceedings V, p. 368—376.

EMERSON, R. A., 1909b. Inheritance of color in the seeds of the common bean, *Phaseolus vulgaris*. 22nd Ann. Rep. Nebr. Agric. Exp. Stat. p. 65—101.

FRUWIRTH, C., 1924. Handbuch der Landwirtschaftlichen Pflanzenzüchtung, Band III.

HAAN, H. DE, 1932. The symbolizing of hereditary factors. Genetica XV, p. 1—21.

HAAN, H. DE, 1933. Die Symbolisierung der Gene II. Genetica XV, p. 219—224.

JOHANNSEN, W., 1926. Elemente der exakten Erblchkeitslehre. G. Fischer, Jena.

JOOSTEN, J. H. L., 1927. Een onderzoek naar het kenmerk der „draadloosheid” bij verschillende boonenrassen. With English summary: Investigations concerning the „stringlessness” of varieties of beans. Meded. v. d. Landb. Hooges. Wageningen, Vol. XXXI, No. 3, p. 1—49.

KAJANUS, B., 1914. Zur Genetik der Samen von *Phaseolus vulgaris*. Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung II, p. 378—388.

KOOIMAN, H. N., 1920. Over de erfelijkheid van de kleur der zaadhuid van *Phaseolus vulgaris*. (On the heredity of the seedcoat colour in *Phaseolus vulgaris*). Van Dishoeck, Bussum.

KOOIMAN, H. N., 1931. Monograph on the genetics of *Phaseolus*. Bibliographica Genetica VIII, p. 295—413.

KRISTOFFERSON, K. B., 1921. Spontaneous crossing in the garden bean, *Phaseolus vulgaris*. Hereditas II, p. 395—400.

- KRISTOFFERSON, K. B., 1924. Colour inheritance in the seedcoat of *Phaseolus vulgaris*. Hereditas V, p. 33—43.
- LAMPRECHT, H., 1932a. Beiträge zur Genetik von *Phaseolus vulgaris*. I. Zur Vererbung der Testafarbe. Hereditas XVI, p. 169—211.
- LAMPRECHT, H., 1932b. II. Über Vererbung von Hülsenfarbe und Hülsenform. Hereditas XVI, p. 295—340.
- LAMPRECHT, H., 1932c. III. Zweiter Beitrag zur Vererbung der Testafarbe. Hereditas XVII, p. 1—20.
- LAMPRECHT, H., 1932d. IV. Studien über Genenkoppelung, mit einem Fall von erblich bedingtem wechselnden Crossoverprozent. Hereditas XVII, p. 21—53.
- LAMPRECHT, H., 1932e. V. Spaltungsergebnisse nach Kreuzung einer weizsamigen mit gefärbtsamigen Bohnenlinien. Hereditas XVII p. 54—66.
- LAMPRECHT, H., 1933. VI. Vierter Beitrag zur Vererbung der Testafarbe (With a summary in English). Hereditas XVII, p. 249—316.
- LAMPRECHT, H., 1934a. VII. Zwei weitere Gene für Sameneigenschaften (With a summary in English). Hereditas XIX, p. 163—176.
- LAMPRECHT, H., 1934b. VIII. Über Farbenverteilung und Vererbung der Teilfarbigkeit der Testa (With a summary in English). Hereditas XIX, p. 177—222.
- LUNDBERG, J. F. and Å. ÅKERMAN, 1917. Iakttagelser rörande fröfärgen hos avkommen av en spontan korsning mellan tvenne former av *Phaseolus vulgaris*. Sver. Utsädesförenings Tidskr. 27, p. 115—121.
- MARTENS, G. VON, 1860. Die Gartenbohnen. Ihre Verbreitung, Kultur und Benutzung. Ebner u. Seubert, Stuttgart.
- MIYAKE, K., I. IMAI and K. TABUCHI, 1930. Contributions to the genetics of *Phaseolus vulgaris*. Journ. Coll. of Agric. Tokyo, XI, p. 1—20.
- NILSSON, E., 1929. Eine einfaktorielle Rezessivabweichung in Bezug auf die Farbe der Samenschale bei *Phaseolus*. Hereditas XII, p. 41—52.
- SHAW, J. K., 1913. The inheritance of blossom color in beans. 25th Ann. Rep. Mass. Agric. Exp. Stat. p. 182—203.
- SHAW, J. K. and J. B. NORTON, 1918. The inheritance of seed coat colour in garden beans. Bull. 185 Mass. Agric. Exp. Stat., p. 59—104.

- SHULL, G. H., 1907a. The significance of latent characters. *Science* N. S. 25, p. 792—794.
- SHULL, G. H., 1907b. Some latent characters of a white bean. *Science*, N. S. 25, p. 828—832.
- SHULL, G. H., 1908. A new mendelian ratio and several types of latency. *Am. Nat.* p. 433—451.
- SIRKS, M. J., 1922a. The colourfactors of the seedcoat in *Phaseolus vulgaris* L. and in *Phaseolus multiflorus* WILLD. *Genetica* IV 1922, p. 97—138.
- SIRKS, M. J., 1922b. Die Farbenfaktoren der Samenschale von *Phaseolus vulgaris* L. and *Phaseolus mult.* WILLD. *Meded. v. d. Landb. Hooges.*, Wageningen, Vol. 23, No. 4.
- SIRKS, M. J., 1931. Beiträge zur einer Genotypischen Analyse der Gartenbohne, *Vicia Faba* L. *Genetica* XIII, p. 209—631.
- STEINMETZ, F. H., 1932. A classification of the varieties of field beans, *Phaseolus vulgaris*. *Journ. of Agric. Res.*, Vol. 45, p. 1—50
- STRASBURGER-KOERNICKE, Das Botanische Praktikum. 7te Auflage, 1923.
- TJEBBES, K., 1931. Two linkage groups in the garden bean. *Hereditas* XV, p. 185—193.
- TJEBBES, K. and H. N. KOOIMAN, 1919a. Erfelijkheidsonderzoekingen bij boonen. I. Kruising van Kievitsboon en bruine boon. (Cross of dwarf Prague bean and yellow bean). With French summary. *Genetica* I, p. 323—332.
- TJEBBES, K. and H. N. KOOIMAN, 1919b. II. Constante gevlektheid bij een spontane bastaard van *Phaseolus vulgaris*. With French summary. (True breeding mottling in a spontaneous hybrid of *Phaseolus vulgaris*). *Genetica* I, p. 333—346.
- TJEBBES, K. and H. N. KOOIMAN, 1919c. III. Albinisme. With summary in English. *Genetica* I, p. 532—538.
- TJEBBES, K. and H. N. KOOIMAN, 1921a. IV. Over den streepingsfactor. Een geval van volkomen afstooting tusschen twee factoren. (On the striping factor. A case of complete repulsion between two factors). *Genetica* III, p. 28—34.
- TJEBBES, K. and H. N. KOOIMAN, 1921b. V. Analyse eener spontane kruising van de stok-kievitsboon. (Analysis of a spontaneous cross of the Speckled Cranberry bean). *Genetica* III, p. 34—49.
- TJEBBES, K. and H. N. KOOIMAN, 1922a. VI. Vervolg van de proeven

- met kievitsboonen. With French summary. (Continuation of the experiments with Speckled Cranberry Beans). *Genetica* IV, p. 62—63.
- TJEBBES, K. and H. N. KOOIMAN, 1922*b*. VII. Bloemkleur en zaadhuidkleur. (Flower colour and seedcoat colour). *Genetica* IV, p. 447—453.
- TJEBBES, K. and H. N. KOOIMAN, 1922*c*. VIII. Over de erfelijkheid van de eigenschap dorschbaarheid van de peul. (On the genetics of parchmented and tender pods). *Genetica* IV, p. 453—456.
- TRACY, W. W., 1907. American varieties of garden beans. U. S. Dept. Agric. Bureau Plant Ind., Bull. 109.
- TSCHERMAK, E. VON, 1901. Weitere Beiträge über Verschiedenwertigkeit der Merkmale bei Kreuzung von Erbsen und Bohnen. *Zeitschr. f. d. landwirtsch. Versuchsw. in Oesterreich*, IV, p. 641—735.
- TSCHERMAK, E. VON, 1902. Über die Gesetzmässige Gestaltungsweise der Mischlinge. *Zeitschr. f. d. landwirtsch. Versuchsw. in Oesterreich*, V, p. 781—861.
- TSCHERMAK, E. VON, 1904. Weitere Kreuzungsstudien an Erbsen, Levkojen und Bohnen. *Zeitschr. f. d. Landwirtsch. Versuchsw. in Oesterreich*, VII, p. 533—637.
- TSCHERMAK, E. VON, 1912. Bastardierungsversuche an Levkojen, Erbsen u. Bohnen mit Rücksicht auf die Faktorenlehre. *Zeitschr. f. Ind. Abst. u. Vererbungsl.* VII, p. 81—234.
- TSCHERMAK, E. VON, 1922. Über die Vererbung des Samengewichtes bei Bastardierung verschiedener Rassen von *Phaseolus vulgaris*. *Zeitschr. f. Ind. Abst. u. Vererbungsl.* XXVIII, p. 23—52.
- WELLENSIEK, S. J., 1922. De erfelijkheid van het al of niet bezit van „draad” bij rassen van *Phaseolus vulgaris* L. (Heredity of stringiness of *Phaseolus vulgaris* L.-varieties). *Genetica* IV, p. 443—446.
- WÓYCICKI, S., 1927. Genetische Studien über die Hülsenformen bei den Bohnen. (Polish, with German summary). *Acta Soc. Bot. Polon.*, V, p. 20—51.
- WÓYCICKI, S., 1930. Mutations des gousses et des graines chez *Phaseolus vulgaris*. (Polish, with French summary). *Acta Soc. Bot. Polon.* VII, p. 103—114.

TABLES 1—45

TABLE 1. Segregation for stem and flower colours in F_2 ; each young plant in flowerpot twice examined; only those plants with green cotyledons and hypocotyl have been examined as to flower colour.

No. Fam. and year	Green plants white flower	Rose plants				Violet plants all recognized at the first examination	Total	Expected ratio		
		1st. exam. (cotyledon)	2nd exam. (hypoc.)	3d exam. (flower)	Total			green	rose	violet
52-1, '33	65	24	1) 9	1	34	126	225	56,25	42,19	126,56
52-2, '33	77	31	4	0	35	148	260	65,00	48,75	146,25
52-3, '33	27	10	1	0	11	69	107	26,75	20,06	60,19
52-4, '33	33	11	5	0	16	77	126	31,50	23,63	70,87
52-5, '33	38	14	6	0	20	79	137	34,25	25,69	77,06
52-10, '33	93	70	8	0	78	194	365	91,25	68,44	205,31
52-13, '33	10	9	1	0	10	23	43	10,75	8,06	24,19
52-15, '33	39	18	2	0	20	69	128	32,00	24,00	72,00
52-18, '33	29	16	2	0	18	59	106	26,50	19,87	59,63
52-19, '33	21	13	7	0	20	62	103	25,75	19,31	57,94
Total	432	216	45	1	262	906	1600	400,00	300,00	900,00
Expected 4:3:9	400				300	900				
D/m	1.85				2.43	0.30				

¹⁾ Many of the plants in this column were „suspect” at the first examination

TABLE 2. F_2 segregation for stem and flower colours. The 33 plants under the heading of „Green stem, died young”, have been divided between white flowering and pale rose flowering plants, as in about $\frac{1}{3}$ of the latter the hypocotyl and cotyledon colour had not been observed.

No. Fam. and year	Green stem white fl.	Green stem (died young)	Rose stem and (or) pale rose fl.	Violet stem and flower				Total	Expected ratio		
				violet-1 fl.	violet-2 or 3 fl.	fl. colour not noted or only as violet	total num- ber violet		green	rose	violet
									4	3	9
55-2,'32	65	6	30	90	37	18	145	246	61,50	46,13	138,37
55-4,'32	110	9	84	206	102	26	334	537	134,25	100,69	302,06
55-6,'32	122	13	106	167	80	50	297	538	134,50	100,87	302,63
393,'33	9	0	7	13	8	4	25	41	10,25	7,69	23,06
394,'33	5	1	5	15	12	1	28	39	9,75	7,31	21,94
395,'33	7	0	5	8	9	2	19	31	7,75	5,81	17,44
395,'33	7	1	5	17	7	3	27	40	10,00	7,50	22,50
397,'33	7	1	8	10	11	3	24	40	10,00	7,50	22,50
398,'33	8	1	7	15	4	5	24	40	10,00	7,50	22,50
399,'33	11	1	3	15	8	2	25	40	10,00	7,50	22,50
400,'33	7	0	11	11	5	6	22	40	10,00	7,50	22,50
Total	358	33	271	567	283	120	970	1632	408,00	306,00	918,00
	26	7	7								
	384		278				970				
Ex- pected 4:3:9	408		306				918				
D/m	1.37		1.78				2.59				

TABLE 3. True-breeding F_3 families of PP VV and PP vv F_2 plants.

No. Fam.	Flower colour F_2 plant	White fl. green stem	Pale rose fl. rose stem	Violet -2 or 3 fl. violet stem
455	violet 2?	0	0	22
457	" 2	0	0	19
416	" 2	0	0	41
469	" 2	0	0	10
477	" 2	0	0	14
481	" 2	0	0	9
432	pale rose	0	32	0
443	" "	0	32	0
515	" "	0	32	0
518	" "	0	16	0
401	" "	0	36	0
402	" "	0	18	0
423	" "	0	28	0
479	" "	0	16	0
480	" "	0	16	0

TABLE 4. F_3 families of Pp vv plants.


No. Fam.	Flower colour F_2 plant	White fl. green stem	Green stem (died young)	Pale rose fl. rose stem	Total	Expected ratio	
						green 1	rose 3
429	pale rose	9	6	24	39	9.75	29.25
436	" "	7	0	16	23	5.75	17.25
437	" "	7	0	17	24	6.00	18.00
442	" "	2	0	22	24	6.00	18.00
448	" "	7	0	21	28	7.00	21.00
450	" "	4	0	12	16	4.00	12.00
451	" "	5	1	34	40	10.00	30.00
403	" "	13	1	25	39	9.75	29.25
404	" "	9	0	30	39	9.75	29.25
420	" "	6	0	18	24	6.00	18.00
466	" "	1	0	7	8	2.00	6.00
Total		70	8	226	304		
		5		3			
		75		229	304		
Expected 1:3 D/m		76		228			
		0.12					

TABLE 5. F_3 families of Pp VV plants.

No. Fam.	Flower colour	White fl.	Violet fl.	Total	Expected ratio	
	F_3 plant	green stem	violet stem		1	3
430	violet 2	9	31	40	10.00	30.00
431	" 2	5	19	24	6.00	18.00
444	" 1-2	10	14	24	6.00	18.00
445	" 1-2	6	26	32	8.00	24.00
452	" 1	6	17	23	5.75	17.25
461	" 1-2	5	28	33	8.25	24.75
407	" 2	5	15	20	5.00	15.00
409	" 2	7	16	23	5.75	17.25
424	" 2	11	21	32	8.00	24.00
Total		64	187	251		
Expected 1:3		62.75	188.25			
D/m		0.18				

TABLE 6. F_3 families of PP Vv plants.

No. Fam.	Flower colour	Palerose fl.	Violet fl.	Total	Expected 1 : 3	
	F_3 plant	rose stem	violet stem		1	3
427	violet 1	6	37	43	10.75	32.25
441	" 1	10	23	33	8.25	24.75
447	" 1	15	29	44	11.00	33.00
449	" 1	5	20	25	6.25	18.75
460	" 1	6	14	20	5.00	15.00
529	" 2-1	8	14	22	5.50	16.50
405	" 1	5	19	24	6.00	18.00
408	" 1	2	7	9	2.25	6.75
410	" 1	11	29	40	10.00	30.00
414	" 1	10	30	40	10.00	30.00
425	" 1-2	5	29	34	8.50	25.50
467	" 1	5	13	18	4.50	13.50
Total		88	264	352		
Expected 1:3		88	264			
D/m		0.00				

TABLE 7. F₂ families of Pp Vv plants.

No. Fam.	Flower colour F ₂ plant	White fl. green stem	Green stem (died young)	Pale rose fl. rose stem	Violet fl. violet stem	Total	Expected ratio		
							4	3	9
F ₂ family 55-2									
406	violet 1	9	0	2	13	24	6.00	4.50	13.50
411	" 1	7	1	3	14	25	6.25	4.69	14.06
412	" 1	10	2	4	16	32	8.00	6.00	18.00
413	" 1	13	2	10	15	40	10.00	7.50	22.50
415	" 1	12	0	6	20	38	9.50	7.12	21.38
417	" 1	11	0	2	23	36	9.00	6.75	20.25
418	" 1	12	1	4	26	43	10.75	8.06	24.19
419	" 1	5	1	5	14	25	6.25	4.69	14.06
421	" 1	1	3	4	16	24	6.00	4.50	13.50
422	" 1?	1	2	1	12	16	4.00	3.00	9.00
468	" 1	3	0	1	14	18	4.50	3.37	10.13
470	" 1	6	0	3	8	17	4.25	3.19	9.56
471	" 1	1	0	1	7	9	2.25	1.69	5.06
472	" 1	8	0	8	21	37	9.25	6.94	20.81
476	" 1	3	1	1	7	12	3.00	2.25	6.75
478	" 2 or 1	11	0	2	12	25	6.25	4.69	14.06
F ₂ family 55-4									
426	violet 1	4	0	8	20	32	8.00	6.00	18.00
428	" 1	8	0	1	23	32	8.00	6.00	18.00
433	" 1	9	2	5	24	40	10.00	7.50	22.50
434	" 1	9	0	5	18	32	8.00	6.00	18.00
435	" 1	6	1	2	23	32	8.00	6.00	18.00
438	" 1	10	0	7	23	40	10.00	7.50	22.50
439	" 1-2	8	0	4	28	40	10.00	7.50	22.50
440	" 1	5	2	7	26	40	10.00	7.50	22.50
446	" 1	5	2	0	17	24	6.00	4.50	13.50
453	" 1	5	0	7	20	32	8.00	6.00	18.00
454	" 1	13	7	4	24	48	12.00	9.00	27.00
456	" 1	11	1	7	34	53	13.25	9.94	29.81
458	" 1	11	0	5	34	50	12.50	9.38	28.12
459	" 1	5	0	2	28	35	8.75	6.56	19.69
462	" 1	2	0	4	14	20	5.00	3.75	11.25
463	" 1	4	1	3	17	25	6.25	4.69	14.06
516	" 1	6	1	7	36	50	12.50	9.38	28.12
517	" 1	7	0	3	15	25	6.25	4.69	14.06
522	" 1	2	0	3	7	12	3.00	2.25	6.75
523	" 1	2	1	2	7	12	3.00	2.25	6.75
524	" 1	3	0	1	16	20	5.00	3.75	11.25
525	" 1	10	1	3	18	32	8.00	6.00	18.00
526	" 1	5	3	4	14	26	6.50	4.87	14.63
527	" 1	2	1	4	13	20	5.00	3.75	11.25
528	" 1	4	1	2	14	21	5.25	3.94	11.81
Total		269	37	157	751	1214			
		28	↖ ↗	9					
		297		166	751				
Expected		303.50		227.62	682.88				
4:3:9									
D/m		0.43		4.53	3.94				

TABLE 8. First and second sowings of F_3 families; first sowing showed a great shortage of rose plants.

No. Fam.	First sowing (1933)					Second sowing (spring 1934)			
	White fl. green stem	Green stem (died young)	Pale rose fl. rose stem	Violet fl. violet stem	Total	Green stem	Rose stem	Violet stem	Total
428	8	0	1	23	32	12	14	41	67
446	5	2	0	17	24	11	9	28	48
459	5	0	2	28	35	11	3	26	40
435	6	1	2	23	32	6	6	28	40
458	11	0	5	34	50	12	4	24	40
Total	35	3	10 5.78%	125	173	52	36 15.32%	147	235

TABLE 9. First and second sowings of F_3 families; first sowing contained the expected $\frac{3}{16}$ rose plants or more.

No. Fam.	First sowing (1933)					Second sowing (spring '34)			
	White fl. Green stem	Green stem (died young)	Pale rose fl. rose stem	Violet fl. violet stem	Total	Green stem	Rose stem	Violet stem	Total
426	4	0	8	20	32	13	14	45	72
438	10	0	7	23	40	9	7	32	48
440	5	2	7	26	40	13	4	23	40
453	5	0	7	20	32	14	8	32	54
Total	24	2	29 20.14%	89	144	49	33 15.42%	132	214

TABLE 10. The backcross $F_1 \times$ Wagenaar and the reciprocal cross.

	Cross	Year	Rose										Violet			Total
			Pale rose										Violet 1			
			Yellowish		Orange		Greenish brown		Brown		Violet		Black			
			mottl.	self	mottl.	self	mottl.	self	mottl.	self	mottl.	self	mottl.	self		
			2 + 3	8	9	14	15	20	21	5 + 11	6 + 12	17 + 23	18 + 24			
Stem colour																
Flower colour. . . .																
Seedcoat colour																
Colour number																
Cross																
F_1 55-2 \times Wagenaar	'32															
F_1 55-4 \times Wagenaar	'32															
F_1 55-6 \times Wagenaar	'32															
Wagenaar $\times F_1$. .	'32															
Wagenaar $\times F_1$. .	'33															
$F_1 \times$ Wagenaar . .	'33															
Total		38	14	17	15	13	19	22	50	40	38	36	1	6	19	
Expected		37.75	18.87	18.87	18.87	18.87	18.87	18.87	37.75	37.75	37.75	37.75	4	4	57	
2:1:1:1:1:2:2:2															76	
D/m		0.04	1.16	0.45	0.32	1.39	0.03	0.74	2.12	0.39	0.04	0.30	9	6	41	
Mottled + Selfcol.		38	31	28			41		90		74		10	4	41	
Expected 1:1:1:2:2		37.75	37.75	37.75			37.75		75.50		75.50		5	4	41	
D/m		0.04	1.17	1.69			0.56		1.93		0.20		7	8	68	
															302	

TABLE 11. Selfcoloured yellowish (no. 3) of backcross
 $F_1 \times$ Wagenaar, selfed.

Flower colour.		White	Pale rose
Seedcoat colour		White	Yellowish
Colour number		49	3
Genotype	No. Fam.		
Pp JJ Sh Sh $\widehat{Cm} \widehat{Cm}$ gg bb vv	493	3	13
PP JJ Sh Sh $\widehat{Cm} \widehat{Cm}$ gg bb vv	500	0	15
Total number coloured . . .			28

TABLE 12. Selfcoloured orange (no. 9) of backcross
 $F_1 \times$ Wagenaar, selfed.

Flower colour		White	Pale rose		Total numbers coloured
Seedcoat colour		White	Yellowish	Orange	
Colour number		49	3	9	
Genotype	No. Fam.				
Pp JJ Sh Sh $\widehat{Cm} \widehat{Cm}$ Gg bb vv	494	2	1	13	14
Pp JJ Sh Sh $\widehat{Cm} \widehat{Cm}$ Gg bb vv	502	6	0	2	2
Total numbers coloured . . .			1	15	16
Expected ratio 1:3			4.00	12.00	
D/m			1.73		

TABLE 13. Selfcoloured greenish brown (no. 15)^w of backcross
 $F_1 \times$ Wagenaar, selfed.

Flower colour.		White	Pale rose		Total number coloured
Seedcoat colour		White	Yellowish	Green. brown	
Colour number		49	3	15	
Genotype	No. Fam.				
PP JJ Sh Sh $\widehat{Cm} \widehat{Cm}$ gg Bb vv	465a	0	6	14	
Expected ratio 1:3			5.00	15.00	20
D/m.			0.50		

TABLE 14. Selfcoloured brown (no. 21) of backcross $F_1 \times$ Wagenaar, selfed.

Flower colour.		White	Pale rose				Total numbers coloured
Seedcoat colour		White	Yell.	Orange	Green. brown	Brown	
Colour number		49	3	9	15	21	
Genotype	No. Fam.						
PP JJ Sh Sh $\widehat{Cm} \widehat{Cm}$ Gg Bb vv	483	0		1	5	6	12
Pp JJ Sh Sh $\widehat{Cm} \widehat{Cm}$ Gg Bb vv	484	1		6	3	4	13
Pp JJ Sh Sh $\widehat{Cm} \widehat{Cm}$ Gg Bb vv	485	6	1	4	1	5	11
Pp JJ Sh Sh $\widehat{Cm} \widehat{Cm}$ Gg Bb vv	491	3			3	2	5
PP JJ Sh Sh $\widehat{Cm} \widehat{Cm}$ Gg Bb vv	492	0		1	1	10	12
Pp JJ Sh Sh $\widehat{Cm} \widehat{Cm}$ Gg Bb vv	495	11	1	6	4	10	21
PP JJ Sh Sh $\widehat{Cm} \widehat{Cm}$ Gg Bb vv	505	0		6	5	17	28
Pp JJ Sh Sh $\widehat{Cm} \widehat{Cm}$ Gg Bb vv	506	7	2	1	2	12	17
Total numbers coloured . . .			4	25	24	66	119
Expected ratio 1:3:3:9			7.44	22.31	22.31	66.94	
D/m.			1.30	0.64	0.40	0.17	

TABLE 15. Selfcoloured violet (no. 6) of backcross $F_1 \times$ Wagenaar, selfed.

Flower colour.		White	Pale rose	Violet-1,2	Total numbers coloured
Seedcoat colour		White	Yellow	Violet	
Colour number		49	3	6	
Genotype	No. Fam.				
Pp JJ Sh Sh $\widehat{Cm} \widehat{Cm}$ gg bb Vv	487	2	5	12	17
PP JJ Sh Sh $\widehat{Cm} \widehat{Cm}$ gg bb Vv	488	0	7	16	23
PP JJ Sh Sh $\widehat{Cm} \widehat{Cm}$ gg bb Vv	489	0	1	9	10
Pp JJ Sh Sh $\widehat{Cm} \widehat{Cm}$ gg bb Vv	465b	6	3	7	10
Total numbers coloured . . .			16	44	60
Expected ratio 1:3			15	45	
D/m.			0.30		

TABLE 16. Selfcoloured brown violet (no. 12) of backcross $F_1 \times$ Wagenaar, selfed.

Flower colour	White	Pale rose	Violet-1,2		Total numbers coloured
	White	Yell.	Orange	Brown violet	
Seedcoat colour	White				
Colour number	49	3	9	6	12
Genotype	No. Fam.				
Pp JJ Sh Cm Cm gg Bb Vv	465c		1	1	13
Pp JJ Sh Sh Cm Cm gg Bb Vv	490	1	0	3	7
Total numbers coloured		1	1	4	20
Expected ratio 1:3:3:9		1.63	4.87	4.87	14.63
D/m.		0.51	1.90	0.44	2.12

TABLE 17. Selfcoloured black (no. 18) of backcross $F_1 \times$ Wagenaar, selfed

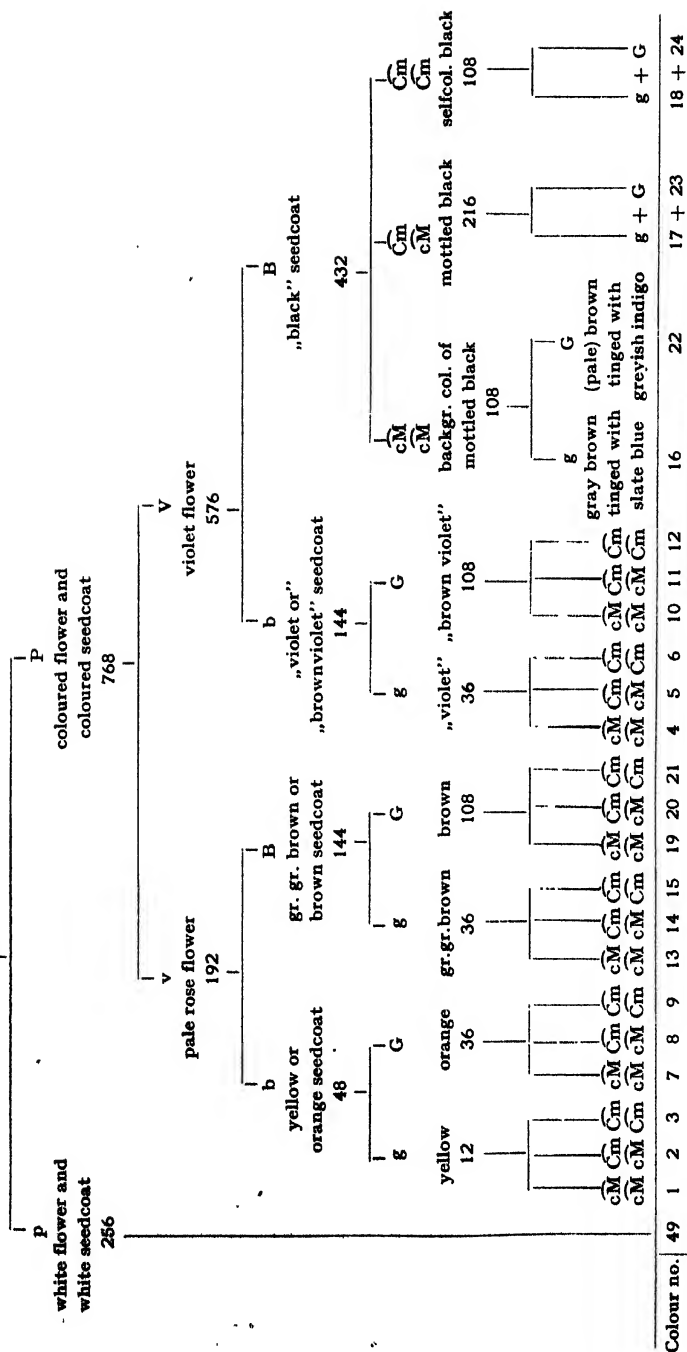
Flower colour	White	Pale rose	Violet-1,2		Total numbers coloured
	White	Yell.	Gr. brown	Violet	Black
Seedcoat colour	White				
Colour number	49	2	15	6	18
Genotype	No. Fam.				
Pp JJ Sh Cm Cm gg Bb Vv	498		1	1	2
Pp JJ Sh Sh Cm Cm gg Bb Vv	513	10	2	6	9
Pp JJ Sh Sh Cm Cm gg Bb Vv	514	4	1	3	6
Total numbers coloured		3	10	16	25
Expected ratio 1:3:3:9		3.37	10.13	10.13	30.37
D/m.		0.21	0.05	2.05	1.47

TABLE 18. Selfcoloured black (no. 24) of backcross $F_1 \times$ Wagenaar, selfed.

Flower colour	White	Pale rose			Violet-1, 2		Total number coloured
	White	Yell.	Orange	Gr. brown	Brown	Black	
Seedcoat colour	White						
Colour number	49	3	9	15	21	6+12	18+24
Genotype	No. Fam.						
Pp JJ Sh Sh Cm Cm gg Bb Vv	512						
Expected ratio 1:3:3:9:12:36 . .		0.31	0.94	0.94	2.81	3.75	11.25
D/m.							

TABLE 19. F₂ segregation for seedcoat colour.

Stein colour . .		Green		Rose												Violet												Total																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																													
Flower colour . .		White		Pale rose												Violet 1, 2 (and 3)																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																									
Seedcoat colour.		White		Orange				Gr.-gr. brown				Brown				„Violet”				„Brownviolet”				„Black”																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																	
Colour number . .		49		Yellowish		7		8		9		13		14		15		19		20		21		4		5			6		10		11		12		16		22		17		23		18		24																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																										
No.	F ₂ family	Year		1		2		3																15																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																	
55-4 . . .	’32	110	5	3	7	5	1	8	5	16	23	10	3	12	5	12	25	16	17	43	118	49	493																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																		



SCHEME OF THE EXPECTED RATIO IN F₂ FAMILIES WHICH SEGREGATE FOR THE FACTORS P—p, Cm—cM, G—g, B—b AND V—v. ALL PLANTS ARE JJ Sh Sh. COLOUR TYPES ARRANGED IN THE SAME WAY AS IN TABLE 19.



TABLE 20. F_2 segregation for the $\widehat{Cm}-\widehat{cM}$ factors and for the factors G, B and V (derived from table 19).

	Mottled	Selfcoloured			Total numbers coloured	Expected 1:3:3:9:3:36	D/m
	$\widehat{Cm} \widehat{cM}$	$\widehat{cM} \widehat{cM}$	$\widehat{Cm} \widehat{Cm}$	Total			
Yellowish	not classified				14	14,72	0.19
Orange	21	13	12	25	46	44,16	0.29
Gr. gr. brown	21	11	13	24	45	44,16	0.13
Brown	60	40	30	70	130	132,47	0.23
„Violet”	31	11	9	20	51	44,16	1,06
„Brownviolet”	65	31	28	59	124	132,47	0.80
„Black”	265	148	119	267	532	529,88	0.14
Total.	463	254	211	465	942	942,02	
Expected ratio 2:1:1	464	232	232				
D/m	0.07	1.67	1.59				

TABLE 21. Unifactorial ratios in F_2 for the factors G, B and V (derived from table 19).

	g	G	Total	b	B	Total	v	V	Total
	14	46	60	14	45	59	14	51	65
	45	130	175	46	130	176	46	124	170
	51	124	175	51	532	707	45	532	707
	40	108	148	124			130		
Total.	150	408	558	235	707	942	235	707	942
Expected 1:3	139.50	418.50		235.50	706.50		235.50	706.50	
D/m	1.02			0.04			0.04		

TABLE 22. Segregation for seedcoat colour in 54 F_2 families (F_1 plant 55-4).

No. Fan.	Probable constitution F ₂ plant	Col. number F ₂ plant	Wh.	Pale yell.			Orange			Gr. gr. brown			Brown			„Violet”		„Brown- violet”			„Black”			Total
				49	1	2	3	7	8	9	13	14	15	19	20	21	4	5	6	10	11	12	16	
443	PP JJ Sh Sh C _m C _m GG bb vv	8					4	21	7														32	
432	PP JJ Sh Sh C _m C _m Gg bb vv	8			6	3		7	12	7													37	
450	Pp JJ Sh Sh C _m C _m Gg bb vv	9	4							9													16	
515	PP JJ Sh Sh C _m C _m gg Bb vv	14			11	27				6	5	6											21	
451	Pp JJ Sh Sh C _m C _m gg Bb vv	14	5		16	3				2	12	6											35	
442	Pp JJ Sh Sh C _m C _m gg BB vv	15	2							22													28	
518	PP JJ Sh Sh C _m C _m Gg BB vv	19							4				11										13	
437	Pp JJ Sh Sh C _m C _m Gg BB vv	19	7						4				12										23	
429	Pp JJ Sh Sh C _m C _m GG Bb vv	20	9				1	1	2				3	7	3								20	
448	Pp JJ Sh Sh C _m C _m GG BB vv	20	7										6	8	5								26	
												(or 7)			(or 4)	16								
436	Pp JJ Sh Sh C _m C _m GG BB vv	21	7																				23	
526	Pp JJ Sh Sh C _m C _m gg bb Vv	5	4		13	02										5	6						19	
531	Pp JJ Sh Sh C _m C _m gg bb Vv	5	16		13	2										3	9		4				31	
426	Pp JJ Sh Sh C _m C _m gg bb Vv	6	4			8												20					3	
455	PP JJ Sh Sh C _m C _m gg bb VV	6																14					3	
444	Pp JJ Sh Sh C _m C _m GG bb VV	10	9																10				11	
441	PP JJ Sh Sh C _m C _m Gg bb Vv	10														7			14				2	
449	PP JJ Sh Sh C _m C _m Gg bb Vv	10														2			6				1	
522	Pp JJ Sh Sh C _m C _m Gg bb Vv	10	2	1												1			5				1	
523	Pp JJ Sh Sh C _m C _m GG?bb Vv	10	2																4					
458	Pp JJ Sh Sh C _m C _m Gg bb Vv	11	11				1	1	1	1						1	4	1	6	14	4		4	
439	Pp JJ Sh Sh C _m C _m Gg? bb Vv	11	8						2	2									8	12	6		3	
430	Pp JJ Sh Sh C _m C _m GG bb VV	11	5																7	11	5		2	
531	Pp JJ Sh Sh C _m C _m GG bb Vv	12	1							3											3			
463	Pp JJ Sh Sh C _m C _m Gg bb Vv	12	4		2					1											11		2	
																4					3			
																(or 5)					11			
																4				(or 10)	10*		2	
438	Pp JJ Sh Sh C _m C _m Gg bb Vv	12	4							2													2	
434	Pp JJ Sh Sh C _m C _m GG bb Vv	12	9							5													3	
527	Pp JJ Sh Sh C _m C _m GG bb Vv	12	2							4										18			1	
452	Pp JJ Sh Sh C _m C _m gg Bb VV	16	5																8			1		
428	Pp JJ Sh Sh C _m C _m gg Bb Vv	16	8								1								18			3		
524	Pp JJ Sh Sh C _m C _m gg Bb Vv	16	3								1								5			1		
444	Pp JJ Sh Sh C _m C _m gg BB Vv	16	5																10			1		
440	Pp JJ Sh Sh C _m C _m gg Bb Vv	17	5	1							1	2	3						14			1		
457	PP JJ Sh Sh C _m C _m gg Bb Vv	17			4														5		8	3		
529	PP JJ Sh Sh C _m C _m Gg Bb Vv	17				1					3	4	1						10		3	3		
												3	1						14		5	1		
460	PP JJ Sh Sh C _m C _m Gg Bb Vv	22		1				1						3									1	
525	Pp JJ Sh Sh C _m C _m Gg Bb Vv	22	10					1								1							2	
459	Pp JJ Sh Sh C _m C _m GG Bb Vv	22	5					1						1					7		3	9	1	
462	Pp JJ Sh Sh C _m C _m Gg BB Vv	22	2											3							10		1	
453	Pp JJ Sh Sh C _m C _m Gg BB Vv	22	5							2				5							4	16	3	
465f	Pp JJ Sh Sh C _m C _m Gg Bb VV	22	3																		4		1	
445	Pp JJ Sh Sh C _m C _m Gg Bb VV	22	5																				2	
456	PP JJ Sh Sh C _m C _m Gg BB VV	22																			3	10	1	
457	Pp JJ Sh Sh C _m C _m GG Bb Vv	23	11					1	1					1	3				4	3	4	9	7	
454	Pp JJ Sh Sh C _m C _m Gg Bb Vv	23	12					1						1						1		2	5	
516	Pp JJ Sh Sh C _m C _m Gg Bb Vv	23	6		1																	6	16	
438	Pp JJ Sh Sh C _m C _m Gg BB Vv	23	10							2				2								10	4	
530	Pp JJ Sh Sh C _m C _m Gg BB Vv	23	4																			1	6	
517	Pp JJ Sh Sh C _m C _m Gg BB Vv	23	10							1												2	13	
427	PP JJ Sh Sh C _m C _m GG BB Vv	23																				10	16	
433	Pp JJ Sh Sh C _m C _m GG Bb Vv	24	9							1												7		
435	Pp JJ Sh Sh C _m C _m Gg Bb Vv	24	6							1												1		
431	Pp JJ Sh Sh C _m C _m GG Bb Vv	24	2																					
461	Pp JJ Sh Sh C _m C _m Gg Bb Vv	24	5																			4		

Of these 54 F₂ plants were:

PP 12 (exp. 18) GG 16 (exp. 13,3)

Pp 42 (exp. 36) Gg 24 (exp. 26,7)

gg 14

BB 13 (exp. 11,3)

Bb 21 (exp. 22,7)

bb 20

† 439 was probably Gg; the brown violet seeds, however, were difficult to distinguish from the violet ones.

*) (Variable!)

§ 446 was Vv; the family contained many violet-1 flowers; in a later sowing a normal number of pale rose flowers appeared; cf. table 8.

TABLE 23. Mottled yellowish (no. 2) of backcross $F_1 \times$ Wagenaar, selfed.

Flower colour	White	Pale rose			Total number coloured	
Seedcoat colour.	White	Yellowish				
Colour number	49	1	2	3		
Genotype	No. Fam.					
PP JJ Sh Sh $\widehat{Cm} \widehat{cM}$ gg bb vv	449	0	6?	16	5	27
„	465 <i>d</i>	0	8?	14	6	28
Total numbers coloured . . .			14?	30	11	55
Expected ratio 1:2:1.			13.75	27.50	13.75	

TABLE 24. Mottled orange (no. 8) of backcross $F_1 \times$ Wagenaar, selfed.

Flower colour	White	Pale rose						Total number coloured	
Seedcoat colour.	White	Yellowish			Orange				
Colour number	49	1	2	3	7	8	9		
Genotype	No. Fam.								
PP JJ Sh Sh \widehat{Cm} \widehat{cM} Gg bb vv . .	501	0	2	5	3	4	9	5	28
Expected ratio 1:2:1:3:6:3 . . .			1.75	3.50	1.75	5.25	10.50	5.25	
$\widehat{cM} \widehat{cM} + \widehat{Cm} \widehat{cM}$ + $\widehat{Cm} \widehat{Cm}$. . .			10 (exp. 7)			18 (exp. 21)			

TABLE 25. Mottled greenish brown (no. 14) of backcross
 $F_1 \times$ Wagenaar, selfed.

Flower colour		White	Pale rose						Total numbers coloured
Seedcoat colour		White	Yellowish			Greenish brown			
Colour number		49	1	2	3	13	14	15	
Genotype	No. Fam.								
Pp JJ Sh Sh \widehat{Cm} \widehat{Cm} gg Bb vv	486	5	1	2	2	1	2	4	12
PP " "	507	0		2	1	7	8	2	20
Pp " "	465 _s	3		1		1			2
Total numbers coloured			1	5	3	9	10	6	34
Expected ratio 1:2:1:3:6:3 . . .			2.12	4.25	2.12	6.38	12.75	6.38	
$\widehat{Cm} \widehat{Cm} + \widehat{Cm} \widehat{Cm} +$ $\widehat{Cm} \widehat{Cm}$. . .			9 (exp. 8.50)			25(exp.25.50)			

TABLE 26. Mottled brown (no. 20) of backcross $F_1 \times$ Wagenaar, selfed.

Flower colour	White	Pale rose												Total numbers coloured	
		Yellowish			Orange			Greenbrown			Brown				
		1	2	3	7	8	9	13	14	15	19	20	21		
Seedcoat colour.	White														
Colour number	49														
Genotype	No.Fam.														
Pp JJ Sh \widehat{Cm}	482			1	1	1			2		2?	4	2?		13
Gg Bb vv	503		1		1	2		2		2	6	3	3		20
Pp "	504		1	1	2		1		1	3	5	2	3		19
Pp "															
Total numbers coloured.		0	2	2	4	3	1	2	3	5	13	9	8		52
Expected ratio															
1:2:1:3:6:3:3:9:18:9.		0.81	1.63	0.81	2.44	4.87	2.44	2.44	4.87	2.44	7.31	14.63	7.31		
$\widehat{Cm} \widehat{Cm} + \widehat{Cm} \widehat{Cm} +$ $\widehat{Cm} \widehat{Cm}$		4 (exp. 3.25)	8 (exp. 9.75)	10 (exp. 9.75)	30 (exp. 29.2)										

TABLE 27. Mottled violet (no. 5) of backcross $F_1 \times$ Wagenaar, selfed.

Flower colour	White	Pale rose			Violet-1, 2.			Total numbers coloured	
		Yellowish			„Violet”				
		1	2	3	4	5	6		
Seedcoat colour	White								
Colour number	49								
Genotype.	No. Fam.								
Pp JJ Sh \widehat{Cm} \widehat{cm} gg bb Vv . . .	464	9	1	1	1?	10	7	2	22
Pp ” ” ” ” ”	465	9	1?	1?	2	4	6	5	19
Pp ” ” ” ” ”	508	3		1	1	2	9	3	16
Total numbers coloured			2?	3?	4?	16	22	10	57
Expected ratio 1:2:1:3:6:3			3.56	7.13	3.56	10.69	21.37	10.69	
\widehat{Cm} \widehat{cm} + \widehat{Cm} \widehat{cm} + \widehat{Cm} \widehat{Cm} . . .			9 (exp. 14.25)			48 (exp. 42.75)			

TABLE 28. Mottled brownviolet (no. 11) of backcross $F_1 \times$ Wagenaar, selfed.

Flower colour . . .	White		Pale rose						Violet-1, 2.						Total numbers coloured
	Seedcoat colour . . .	White	Yellowish		Orange		„Violet”		„Brownviolet”						
		49	1	2	3	7	8	9	4	5	6	10	11	12	
Colour number . . .	No.	Fam.													
Genotype . . .															
Pp JJ Sh Sh	496	1													9
Cm cM Gg bb	509	12													37
Vv	510	0													39
Pp	511	0													27
PP															
PPP															
Total numbers			2	2	?	4	17	8	6	17	4	9	28	15	112
Expected ratio															
1:2:1:3:6:3:															
3:6:3:9:18:9			1.75	3.50	1.75	5.25	10.50	5.25	5.25	10.50	5.25	15.75	31.50	15.75	
cM cM + cM															
cM + cM cM															
			4(exp.7.00)	29(exp.21.00)				27(exp.21.00)				52(exp.63.00)			

TABLE 30. Segregation for the factor Sh in F_3 families of Sh sh F_2 plants (F_2 family 55-2). Because of some difficulties in classifying I have refrained from tabulating the various colours.

No. Fam.	The probable constitution of the F_2 plant was	Colour no. F_2 plant	White	sh	Sh	Total numbers coloured
404	Pp JJ Sh sh $\widehat{Cm} \widehat{cM}$ Gg Bb vv	20	9	10	20	30
403	Pp JJ Sh sh $\widehat{Cm} \widehat{cM}$ gg Bb vv	14	13	12	10	22
423	PP JJ Sh sh $\widehat{Cm} \widehat{cM}$ GG Bb vv	20	0	6	22	28
420	Pp JJ Sh sh $\widehat{Cm} \widehat{Cm}$ Gg? bb vv	9	6	1	15	16
468	Pp JJ Sh sh $\widehat{cM} \widehat{cM}$ GG Bb Vv	22	3	4	9	13
467	PP JJ Sh sh $\widehat{cM} \widehat{cM}$ gg bb Vv	4	0	4	11	15
413	Pp JJ Sh sh $\widehat{Cm} \widehat{cM}$ GG bb Vv	11	13	5	15	20
412	Pp JJ Sh sh $\widehat{Cm} \widehat{cM}$ gg bb Vv	5	10	8	11	19
415	Pp JJ Sh sh $\widehat{Cm} \widehat{cM}$ GG bb Vv	11	11	7	18	25
414	PP JJ Sh sh $\widehat{Cm} \widehat{cM}$ gg bb Vv	5	0	10	17	27
421	Pp JJ Sh sh $\widehat{Cm} \widehat{Cm}$ Gg bb Vv	12	1	3	14	17
422	Pp JJ Sh sh $\widehat{Cm} \widehat{Cm}$ gg bb Vv	6	2	1	7	8
425	PP JJ Sh sh $\widehat{Cm} \widehat{Cm}$ gg Bb Vv	18	0	6	23	29
424	Pp JJ Sh sh $\widehat{Cm} \widehat{cM}$ Gg BB VV	23	10	6	11	17
477	PP JJ Sh sh $\widehat{Cm} \widehat{Cm}$ G ?BB VV	18 or 24	0	6	8	14
Total numbers coloured				89	211	300
Expected ratio 1:3				75	225	

TABLE 31. Scheme of the influence of the factors P, Sh, \widehat{Cm} (\widehat{cM}), G, B and V, J is homozygously dominant.

				P coloured stem, flower and seed									
				v rose stem pale rose flower			V violet stem violet flower						
				\widehat{cMcM}	\widehat{CmCm}	\widehat{CmCm}	\widehat{cMcM}	\widehat{CmCm}	\widehat{CmCm}				
				I	II	III	IV	V	VI				
All plants are JJ	Sh	b	g 1	white seed	yellowish			colours as in column I, but variably tinged with violet or blue	5 mottled	violet			
			49	1	2	3	4				6		
			G 2	paler „background colours”	orange						10	12	
			7		8	9	11						
			g 3		gr. gr. brown						18		
			13		14	15	16				17		
		B	G 4	brown						24			
			19		20	21	22			23			
	sl	b	g 5	seedcoat nearly colourless (hilumring type)	25	26	27	28	29	30			
			G 6		31	32	33	34	35	36			
			mottled		colours corresp. with upper half, but slightly paler and less shiny			mottled	colours corresp. with upper half, but slightly paler and less shiny				
					g 7	38	39			40			
		B			G 8	seedcoat nearly colourless (hilumring type)							
					43	44	45	46	47	48			

TABLE 32. Strength of string in „Fijne tros” 1933.

No. Fam. 1933	Motherplant 1932				String numbers 1933							total	average strength in the family
	String number			% fibres	1-2	2-3	3-4	4-5	5-6	6-7			
	dor- sal	ven- tral	aver- age										
323	5.7	4.2	4.9	9		2	9	5			16	3.69	
324	5.2	4.0	4.8	15			12	3	2		17	3.91	
325	4.7	4.0	4.4	4		2	11	6			19	3.71	
326	5.2	4.3	4.7	10		1	7	7	2		17	4.09	
327	4.2	3.6	3.9	4		2	8	6		1	17	3.91	
328	3.6	3.4	3.5	5		2	5	9	3		19	4.18	
Total						9	52	36	7	1	105		

TABLE 33. Strength of string and percentages of fibres in the F_1 plants of 1932 and 1933 (three pods stringed; one anatomically investigated).

		Strength of string									Total
		1—2	2—3	3—4	4—5	5—6	6—7	7—8	8—9	9—10	
Percentages of fibres	0—10										
	10—20										
	20—30						1	4			5
	30—40						4	4			8
	40—50						5	9			14
	50—60						3	12			15
	60—70						2	4			6
	70—80										
	> 80										
	Wagenaar-type										
Total							15	33			48

TABLE 34. F_2 -family 55-2 1932; classified according to strength of string and percentages of fibres.

		Strength of string									Total
		1—2	2—3	3—4	4—5	5—6	6—7	7—8	8—9	9—10	
Percentages of fibres	0—10			6	19	5					30
	10—20				5	8	2				15
	20—30				4	8	6	1			19
	30—40					4	5	5			14
	40—50					3	3	3			9
	50—60						6	12	6		24
	60—70						3	16	8	1	28
	70—80							4	9	1	14
	> 80							1	3	1	5
	Wagenaar-type				1		1	1	2	58	63
Total			6	29	28	26	43	28	61	221	

TABLE 35. F_2 -family 55-4 1932; classified according to strength of string and percentages of fibres.

		Strength of string									Total
		1—2	2—3	3—4	4—5	5—6	6—7	7—8	8—9	9—10	
Percentages of fibres.	0—10		8	41	38	8	4				99
	10—20			6	17	14	8	2	1		48
	20—30			1	8	12	7	6			34
	30—40				2	6	16	4			28
	40—50				1	9	13	10			33
	50—60					2	10	19	4		35
	60—70					1	6	21	12		40
	70—80						2	11	18		31
	> 80							1	15	6	22
	Wagenaar-type					1	1	1	2	116	121
Total	0	8	48	66	53	67	75	52	122	491	

TABLE 36. F_2 -family 55-6 1932; classified according to strength of string and percentages of fibres.

		Strength of string										Total
		1—2	2—3	3—4	4—5	5—6	6—7	7—8	8—9	9—10		
Percentages of fibres.	0—10		5	8	7	11	3				34	
	10—20			4	10	9	3	1			27	
	20—30			1	1	5	4	1			12	
	30—40			1	2	6	9	3			21	
	40—50				1	6	16	9	1		33	
	50—60				1	3	8	9	4		25	
	60—70					1	8	23	2	1	35	
	70—80							14	15	3	32	
	> 80								7	3	10	
	Wagenaar-type						1	1	3	56	61	
Total		5	14	22	41	52	61	32	63	290		

TABLE 37. Segregation of the F_2 -families of 1932 and 1933 into not pure stringy and pure stringy (Wagenaar) type.

No. Fam.	Year	F ₁ mother plant				Strength of string in the F ₂ plants												Total numbers			Expected pure stringy	D/m		
		Strength of string			% fibres	not pure stringy (not Wagenaar type)										pure stringy (Wagenaar)		not pure stringy	pure stringy (Wagenaar)	total				
		dorsal	ventral	average																				
		1-2	2-3	3-4		4-5	5-6	6-7	7-8	8-9	9-10	< 9	9-10											
55-2	32	7.6	7.0	7.3	50			6	28	28	25	42	26	3	5	58	158	63	221	55.25	1.20			
55-4	"	7.5	7.8	7.7	50	8	48	66	52	66	74	50	6		5	116	370	121	491	122.75	0.18			
55-6	"	7.6	6.6	7.1	56	7	22	30	68	73	97	42	10		9	91	349	100	449	112.25	1.33			
393	33	7.3	7.5	7.4	23			6	5	4	6	6				7	27	7	34	8.50	0.60			
394	"	7.0	7.6	6.8	20	1	4	6	4	5	4	1			1	11	25	12	37	9.25	1.04			
395	"	7.0	7.0	7.0	30	1	3	4	7	4	5	1				4	25	4	29	7.25	1.39			
396	"	7.4	6.8	7.1	55	1	3	6	5	7	4	1				9	27	9	36	9.00	0.00			
397	"	7.6	7.4	7.5	30			1	5	6	8	5				11	25	11	36	9.00	0.77			
398	"	7.2	7.0	7.1	59			3	3	4	8	6	1		1	8	25	9	34	8.50	0.20			
299	"	7.0	6.6	6.8	43			3	6	4	4	10	1			8	28	8	36	9.00	0.38			
400	"	7.2	7.0	7.1	20	1	7	3	4	4	7	3				6	29	6	35	8.75	0.88			
Total						0	19	106	162	186	210	260	126	19	21	329	1088	350	1438	359.50				
Expected ratio 3 : 1																					1078.50	359.50		
D/m																						0.58		

TABLE 38. F_3 families of pure stringy (Wagenaar type) F_2 plants. A few plants have an „abnormal” sheath: part of the fibres are without thickening layers and of an irregular appearance on cross-section.

No. Fam.	F ₂ mother plants			type	Strength of string in the F ₃ plants										Total number	Remarks
	Strength of string				1-2	2-3	3-4	4-5	5-6	6-7	7-8	8-9	9-10			
	dor-sal	ven-tral	aver-age													
F ₂ plants of family 55-4																
428	10.0	10.0	10.0	pure stringy										32	32	All pure stringy.
429	10.0	10.0	10.0	"										23	23	" " "
430	9.8	10.0	9.9	" , but abnormal								2	21	23		" " " , but many abnormal
431	10.0	9.8	9.9	pure stringy										18	18	All pure stringy
432	10.0	10.0	10.0	"										27	27	" " "
434	10.0	10.0	10.0	"										28	28	" " "
438	10.0	10.0	10.0	"								3	32	35	" " "	
439	9.4	8.8	9.1	"										25	25	" " "
441	10.0	9.0	9.5	"										15	15	" " "
444	9.8	10.0	9.9	"										18	18	" " "
445	9.5	9.8	9.6	"										23	23	" " "
523	10.0	10.0	10.0	"										7	7	" " "
524	9.8	9.6	9.7	"										19	19	" " "
526	10.0	10.0	10.0	"										16	16	" " "
F ₂ plants of family 55-2																
402	10.0	10.0	10.0	pure stringy							1	1	16	18		" " " ; the plant with strength 7-8 is abnormal.
410	10.0	10.0	10.0	"										25	25	All pure stringy
415	10.0	10.0	10.0	"										25	25	" " "
419	9.4	8.6	9.0	"										21	21	" " "
423	10.0	10.0	10.0	"										16	16	" " "
466	9.3	0.9	9.2	"										3	3	" " "
468	10.0	10.0	10.0	"										2	2	" " "
470	10.0	9.3	9.7	"										17	17	" " "
476	10.0	10.0	10.0	"										11	11	" " "
478	10.0	10.0	10.0	"										18	18	" " "
481	9.5	10.0	9.8	"										5	5	" " "

TABLE 39. F_3 families which segregate the pure stringy (Wagenaar) type. The families are arranged according to increasing strength of string in the F_2 mother plants.

No. Fam.	F ₂ mother plants				Strength of string in the F ₂ plants														Total numbers			Expected pure stringy	D/m
	Strength of string			% fibres	not pure stringy (not Wagenaar type)										pure stringy (Wagenaar)		not pure stringy	pure stringy (Wagenaar)	total				
	dorsal	ventral	average																				
					1-2	2-3	3-4	4-5	5-6	6-7	7-8	8-9	9-10	8-9	9-10								
520	3.7	3.3	3.5	10			3	2	2	1	2						3	10	3	13	3.25	0.16	
421	5.4	3.2	4.3	17?		1	1	2	4	3							5	11	5	16	4.00	0.58	
450	5.4	3.2	4.3	28			1	2			1						5	4	5	9	2.25	2.13	
454	5.2	5.0	5.1	20			1	3	3	4	2						1	13	2	15	3.75	1.05	
451	6.6	4.6	5.6	33				9	4	5	1						6	19	6	25	6.25	0.12	
403	6.8	4.8	5.8	16		2	3	1	1	1	5						9	13	9	22	5.50	1.72	
427	6.8	5.6	6.2	40			5		5	7	5						8	22	8	30	7.50	0.21	
518	6.5	6.0	6.3	30		1			1	2	1	4					3	9	3	12	3.00	0.00	
448	7.0	6.8	6.9	50		1	3	2		4							3	10	3	13	3.25	0.16	
469	7.0	6.7	6.9	65							2	1		1			1	5	1	6	1.50	0.47	
516	7.0	7.0	7.0	40			4	4	3	4	5	5		1			9	26	9	35	8.75	0.10	
440	7.0	7.2	7.1	70		1	4	5	1		6	4					1	21	5	26	6.50	0.68	
443	7.3	7.0	7.1	78			4	2	3	5	9	2					4	25	4	29	7.25	1.39	
472	7.4	7.0	7.2	43			2		1	2	6	10		7			9	28	9	37	9.25	0.09	
409	7.5	7.0	7.3	50			1	3	1	1	3	2					3	11	3	14	3.50	0.31	
404	7.2	7.6	7.4	65		2	3	5		1	4			1			8	16	8	24	6.00	0.94	
459	7.4	7.6	7.5	55			2	4		9		1					9	16	9	25	6.25	1.27	
477	8.0	8.0	8.0	50				1		2	1	3	3				4	10	4	14	3.50	0.31	
433	8.0	8.0	8.0	58				2	4	7	10	7		1			5	31	5	36	9.00	1.54	
515	8.3	7.7	8.0	60			2	3		4	2						1	4	11	5	16	4.00	0.58
405	8.4	8.2	8.3	70					2	3	3	3		4			4	15	4	19	4.75	0.40	
418	8.7	8.0	8.3	80			1	1	3	2	5	7					10	19	10	29	7.25	1.18	
471	8.2	8.6	8.4	60				1		1	1	1					2	4	2	6	1.50	0.47	
446	8.4	8.4	8.4	85			2	2	1	1	2	3		3			4	14	4	18	4.50	0.27	
457	8.4	9.0	8.7	70					1	2	1	2		3			6	9	6	15	3.75	1.35	
436	8.8	8.6	8.7	80			2	1	1	3	1	6		2			3	16	3	19	4.75	0.93	
447	9.0	8.7	8.8	74		5	6	4	2	6	4	3					6	30	6	36	9.00	1.15	
456	9.0	9.2	9.1	83				1	3	6	10	5		2			10	27	10	37	9.25	0.28	
458	9.5	9.3	9.4	82			1	1	6	6	8	6		2			12	30	12	42	10.50	0.53	
Total						13	51	61	53	92	100	75	30	3	160	475	163	638	159.50				
Expected ratio 3 : 1																							
D/m.																							

TABLE 40. F_2 families which do not segregate the pure stringy (Wagenaar) type. The families are arranged according to increasing strength of string in the F_2 mother plants.

No. Fam.	F ₂ mother-plants				Strength of string in the F ₂ plants (not a single pure stringy type)										Total number	Average strength in the family
	Strength of string			% fibres												
	dorsal	ventral	average		1-2	2-3	3-4	4-5	5-6	6-7	7-8	8-9	9-10			
F ₂ plants of family 55-4																
519	2.7	2.0	2.3	1			2	1							3	3.83
522	3.4	2.4	2.9	4		1	4		4	1		1			10	4.50
527	3.5	2.8	3.1	7		3	4	5	1						14	4.14
521	3.7	3.3	3.5	4			1	1	4						6	5.00
426	4.2	3.0	3.6	4		4	10	13	4						31	3.98
530	3.8	3.6	3.7	2		1	3	6	7	1					18	4.66
461	4.0	3.4	3.7	4		8	8	10	1	2					29	3.84
460	5.0	3.0	4.0	2			1	2	2	2					7	5.21
442	6.3	4.0	5.1	26			8	11	3						22	4.27
525	6.0	4.5	5.3	15				1	2	4	2	1			10	6.50
462	5.4	5.4	5.4	6			1	7	9	2					19	5.13
449	6.6	4.2	5.4	49			2	2	2	2	2				10	5.50
437	7.0	5.7	6.3	50		1	7	9	3	3					23	4.50
517	6.8	6.0	6.4	23			5	4	4	2	1				16	4.88
435	6.5	7.3	6.9	55			8	5	6	1	6				26	5.19
F ₂ plants of family 55-2.																
480	4.7	2.7	3.7	2			6	4	2	1					13	4.35
473	5.0	3.0	4.0	4				1	2						3	5.17
407	6.3	4.8	5.5	26			2	4	7	3					16	5.13
467	6.0	5.3	5.6	27		1	3	3	4	4					15	4.97
416	6.0	5.8	5.9	26				8	11	6	1	1			27	5.27
406	6.2	5.8	6.0	12				2	1	7	7	1			18	6.72
424	6.5	6.5	6.5	22						3	10	4	1		18	7.67
479	6.0	7.0	6.5	33				6	7	1					14	5.14
401	7.6	7.6	7.6	50				1	10	19	4	2			36	6.39

TABLE 42. Strength of string in backcross F_1 with Wagenaar.

Back-crossed in the year	Grown in the year	Strength of string in the backcross plants												Total numbers			
		not pure stringy										pure stringy		not pure stringy	pure stringy (Wagenaar)	total	
		1-2	2-3	3-4	4-5	5-6	6-7	7-8	8-9	9-10	< 9	9-10					
1931	1932			5	16	19	29	18	17	1	6	82	105	88	193		
1932	1933			10	12	16	15	4	1		4	47	58	51	109		
Total				15	28	35	44	22	18	1	10	129	163	139	302		
Expected ratio 1 : 1													151	151			
D/m													1.38				

TABLE 43. Progeny of not pure stringy (not Wagenaar type) backcross plants of F_1 with Wagenaar after selfing. All families (except 492) segregate the pure stringy (Wagenaar) type.

No. Fam.	Backcross- plants		Strength of string in the progeny of backcross plants												Total numbers			Expected pure stringy		
	Strength of string			% fibres	not pure stringy (not Wagenaar type)										pure stringy (Wage- naar)	not pure stringy	pure stringy (Wagenaar)		total	
	dorsal	ventral	average		1-2	2-3	3-4	4-5	5-6	6-7	7-8	8-9	9-10	8-9						9-10
Of F ₁ -plant 55-4.																				
498	3.6	3.0	3.3	5			1					3			1	4	1	5	1.25	
496	4.8	3.8	4.3	5		1	1	1	3	1					1	7	1	8	2.00	
486	4.8	3.8	4.3	5		2	2	1	3	4	1				1	13	4	17	4.25	
488	4.5	5.0	4.8	10?			1	3	4	2	7	5			3	22	3	25	6.25	
497	5.8	5.0	5.4	10				1	4	2					1	7	1	8	2.00	
482	5.7	5.3	5.5	10			1	3	3	2	3				4	12	4	16	4.00	
494	5.8	5.3	5.5	45			1		5		1	1			4	8	4	12	3.00	
492	6.6	5.0	5.8	34				2	2	3	3	2			0	12	0	12	3.00	
485	6.3	5.7	6.0	30				2	3	4	3				5	12	5	17	4.25	
483	7.3	7.3	7.3	40			1	1	2	2	2	2			1	10	1	11	2.75	
Of F ₁ -plant 55-6.																				
507	5.5	4.0	4.8	4		1	5	5	3	1					5	15	5	20	5.00	
503	5.8	3.8	4.8	6			4	8	8	1					1	21	6	27	6.75	
505	6.3	4.7	5.5	32?		1	1	9	3	2	2				3	18	3	21	5.25	
504	7.0	5.8	6.4	40			4	4	3	5					1	6	16	7	23	5.75
512	6.5	6.0	6.3	15		1	1	5	3	4	4	2			7	20	7	27	6.75	
506	7.5	5.3	6.4	?			2	4	2	4	3				6	15	6	21	5.25	
514	7.0	7.0	7.0	40				5	2	4	3	1			6	15	6	21	5.25	
511	7.4	7.0	7.2	52		1		3	4	6	3	3			5	20	5	25	6.25	
510	8.5	7.0	7.8	60		2	5	2	6	9	1				11	25	11	36	9.00	
Total						9	29	59	62	56	39	16	2	3	77	272	80	352	88.00	
Expected ratio 3 : 1																264.00	88.00			
D/m																0.98				

TABLE 44. F_2 segregation for the pod wall characters: non-parchmented versus parchmented in all degrees. All plants have been examined anatomically.

No. Fam.	Non-parchm.	Parchmented	Total	Exp. ratio 1 : 3		D/m
55-2 '32	51	170	221	55.25	165.75	0.66
55-4 '32	121	367	488	122.00	366.00	0.10
55-6 '32	66	215	281	70.25	210.75	0.58
393 '33	10	24	34	8.50	25.50	0.60
394 '33	10	27	37	9.25	27.75	0.28
395 '33	9	20	29	7.25	21.75	0.75
396 '33	8	28	36	9.00	27.00	0.38
397 '33	10	26	36	9.00	27.00	0.38
398 '33	7	27	34	8.50	25.50	0.60
399 '33	7	30	37	9.25	27.75	0.85
400 '33	11	24	35	8.75	26.25	0.88
Total	310	958	1268	317.00	951.00	
D/m				0.45		

TABLE 45. Segregating F_3 families of F_2 plants with parchmented pod.

No. Fam.	Non-parchm.	Parchmented	Doubtful	Total	Expected ratio 1 : 3	
403	1	21		22	5.50	16.50
406	3	19		22	5.50	16.50
407	5	11		16	4.00	12.00
409	5	12		17	4.25	12.75
410	9	28		37	9.25	27.75
415	10	14	2	26	6.50	19.50
419	5	16		21	5.25	15.75
423	4	12		16	4.00	12.00
424	6?	12?	?	18	4.50	13.50
470	3	14		17	4.25	12.75
472	11	26		37	9.25	27.75
473	1	1		2	0.50	1.50
476	2	7	1	10	2.50	7.50
479	5	8		13	3.25	9.75
480	3	8	2	13	3.25	9.75
426	4	27		31	7.75	23.25
428	5	27		32	8.00	24.00
430	2	21		23	5.75	17.25
434	7	21		28	7.00	21.00
437	8	15		23	5.75	17.25
438	5	30		35	8.75	26.25
439	8	17		25	6.25	18.75
440	5	21		26	6.50	19.50
445	6	17		23	5.75	17.25
446	2	16		18	4.50	13.50
448	6	7		13	3.25	9.75
449	4	4	2	10	2.50	7.50
457	3	12		15	3.75	11.25
515	5	11		16	4.00	12.00
517	4	12		16	4.00	12.00
520	3	10		13	3.25	9.75
521	2	4		6	1.50	4.50
522	3	7		10	2.50	7.50
523	2	5		7	1.75	5.25
524	5	14		19	4.75	14.25
525	1	9		10	2.50	7.50
526	3	13		16	4.00	12.00
527	4	10		14	3.50	10.50
Total	170	539	7	716	179.00	537.00

PLATES

PLATE I

Various sheath types ($\pm 60 \times$)

No. 1 (Fijne tros)

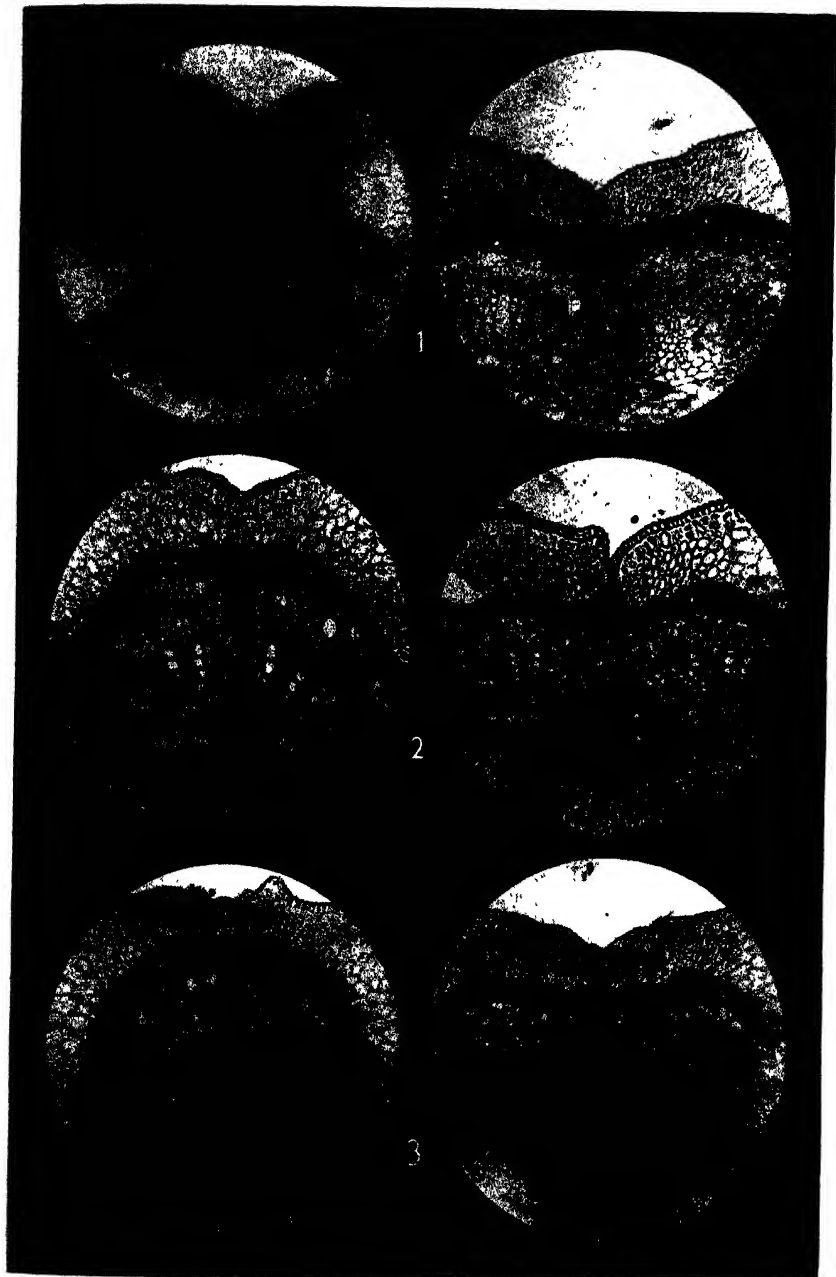
Dorsal		Ventral
4.3	string number	5.0
50	% wood cells	75
5	% fibres	10

No. 2

Dorsal		Ventral
6.8	string number	6.5
35	% wood cells	40
35—40	% fibres	35

No. 3

Dorsal		Ventral
9.0	string number	9.0
15—20	% wood cells	5
65—70	% fibres	80



Various sheath types.

PLATE II.

Various sheath types

No. 4 ($\pm 60\times$)

Dorsal		Ventral
9.0	string number	9.0
10	% wood cells	4
80	% fibres	85

No. 5 ($\pm 60\times$).

(pure stringy Wagenaar).

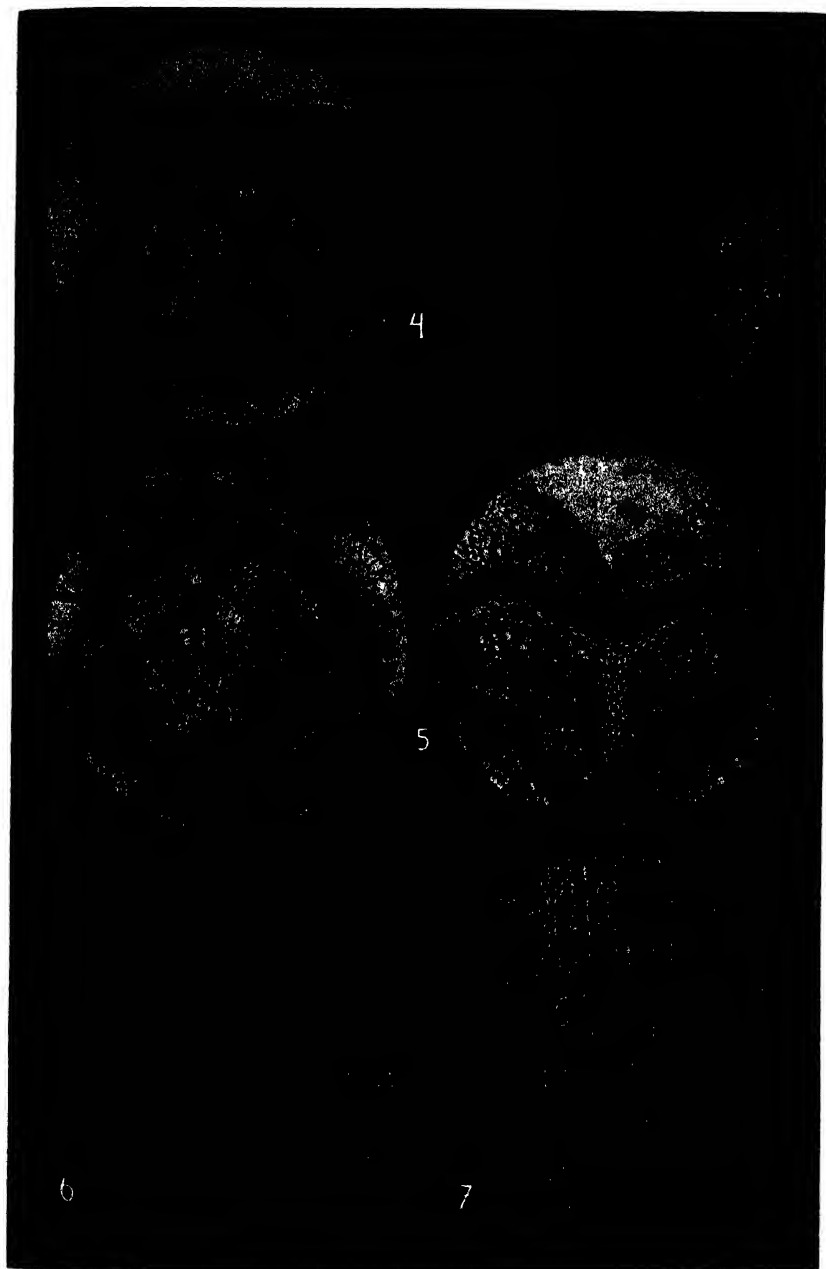
Dorsal		Ventral
10.0	string number	10.0
4	% wood cells	3
85—90	% fibres	90

No. 6

No. 7

Transversal section ($\pm 160\times$) Radial section ($\pm 140\times$)

1. Epidermis.
2. Collenchyma.
3. Parenchyma.
4. Crystal-layer.
5. Wood cells and
6. Fibres of the sheath.
7. Wide parenchymatic cells.
8. Phloem part.
9. Xylem part of the vascular bundle.



Various sheath types.

DIE ERBLICHKEIT DER BOHNENFORM UND DES BOHNENGEWICHTES BEI PHASEOLUS VULGARIS

II¹⁾. DIE KREUZUNGEN

von

G. P. FRETZ und G. WANROOY

(Manuskript eingegangen am 7 März 1934)

Mit 3 Tabellen

Im Sommer 1932 wurden Kreuzungen ausgeführt. Blüten von I-Pflanzen wurden mit Pollen aus Blüten von II-Pflanzen bestäubt, diese Kreuzungen werden als $I \times II$ -Kreuzungen bezeichnet. Und weiter wurden Blüten von II-Pflanzen mit Pollen aus Blüten von I-Pflanzen bestäubt; sie erhielten die Bezeichnung: Kreuzungen $II \times I$.

Es wurden 22 Kreuzungen $I \times II$ und 11 Kreuzungen $II \times I$ vorgenommen (siehe Tabellen 1 und 2).

Es möge hier noch einmal das Schema, das die Eigenschaften der I- und der II-Linie wiedergibt, abgedruckt werden.

I-Linie

grosse und platte Bohnen
Länge 14,8—15,2 mm; lang
Breite 8,8—9,2 mm; breit
Dicke 6—6,2 mm; platt od. dünn
LB-Index 58—62; dolichosperm
LD-Index 40—42
BD-Index 66—72
Gewicht 50—60 cg
duff
Blütenfarbe weisz

II-Linie

kleine und dicke Bohnen
Länge 10—11 mm; kurz.
Breite 7,5—8 mm; schmal
Dicke 6,5—7 mm; dick
LB-Index 72—75; brachysperm
LD-Index 62—65
BD-Index 85—90
Gewicht 37,5—42,5 cg
glänzend
Blütenfarbe lila

¹⁾ I. S. Genetica 1934, Bd. XVI, S. 45.

Die I × II-Kreuzungen

Wir verfügen über eine grössere Anzahl Kreuzungen I × II, als II × I-Kreuzungen. Die I-Linie ist eine niedrige, stark verzweigte, etwas schwache Pflanze mit weissen kleinen Blüten, von denen viele missgestaltet sind und bei denen Kastration am schwersten ist. Die Blattfarbe ist etwas heller als von der II-Linie.

Die II-Linie ist kräftiger, hat dickere Stengel, ist höher, besonders infolge des Umstandes, dass ein Zweig weit weiterwächst; sie hat lila Blüten.

Die I × II- und die II × I-Kreuzungen gelingen beide ungefähr gleich gut. Freilich gibt es einige Daten, an welchen nur wenige Kreuzungen geglückt sind, wahrscheinlich in Zusammenhang mit dem Wetter.

Die geernteten Bohnen dieser Kreuzungen von 1932 wurden 1933 ausgesät. Die lila Blütenfarbe der II-Linie ist dominant über die weisse Blütenfarbe der I-Linie. Wenn eine I × II-Kreuzung als F₁-Generation weiss blüht, dann beweist dies, dass die Kreuzung misslungen ist, und dass wir mit der I-Linie zu tun haben. Dies war bei den Bohnen von 2 Kreuzungen, Nr. 4 : I₂ × II₁ und Nr. 15 : I₄ × II₂ der Fall.

Wenn wir die Resultate der Kreuzungen I × II überblicken, dann zeigt sich, dass die F₁-Bohnen in hohem Masse den Mutterbohnen ähneln (vergl. Tab. 1 und 2 und Tab. 1 und 2, 1934 a). Auch ist es von Interesse, die F₁-Bohnen, die 1932 gewachsen sind, mit der Ernte der Generation von 1932 von den Mutterbohnen zu vergleichen (siehe 1934 a, Tab. 3—15).

Die Länge. Die Länge verschiedener Bohnen erreicht diejenige der Mutterbohnen. Die Mutterbohnen sind länger als die Vaterbohnen (Tab. 1 und Schema, S. 297). Kleine Längen treffen wir namentlich bei der letzten, bisweilen auch bei der vorletzten Bohne in einer Hülse an; man vergleiche z.B. von der 3. Kreuzung die 4. und 5. Bohne, von der 7. Kreuzung die 2. Bohne, von der 8. Kreuzung die 5. Bohne. Vereinzelt ist die erste Bohne sehr klein, z.B. die erste Bohne der 2. Kreuzung und der 12. Kreuzung. Von der 21. Kreuzung haben alle 3 Bohnen eine geringe Länge. Diese Pflanze stand im Freien. Von einer zweiten Kreuzung auf diese Pflanze, der 22. Kreuzung, sind die 4 Bohnen der Hülse nicht klein. Die übrigen Pflanzen,

(I₁—I₈), worauf die Kreuzungen verrichtet sind, wurden alle im Treibhaus angebaut.

Die Breite. Die Breite der F₁-Bohnen ist nicht so oft so gross wie diejenige der Mutterbohnen, wie dies mit der Länge der Fall ist. Die Mutterbohnen sind breiter als die Vaterbohnen (Tab. 1 und 2, 1934 a und Schema S 297) Die kleinsten Breiten sind auch meistens bei der letzten Bohne in einer Hülse anzutreffen. Die Variabilität scheint nicht so gross wie diejenige der Länge.

Die Dicke. Diese Dimension ist bei den Mutterbohnen kleiner als bei den Vaterbohnen. Die Bohnen der I-Linie sind platt (Tab. I und 2, 1934 a und Schema S. 297). Die Dicke der F₁-Bohnen nähert sich häufiger derjenigen der Mutter —, als derjenigen der Vaterbohnen, erreicht mitunter auch die der letzteren. In den Fällen, wo die Länge und die Breite der letzten Bohne sehr klein sind, gilt dies nicht so stark für die Dicke.

Die mittlere *Länge* der Bohnen der I × II-Kreuzungen ist fast ebensogross wie die mittlere Länge der Mutterbohnen, d.h. also der I-Linie des Ausgangsmaterials, ist aber wesentlich kleiner als die durchschnittliche Länge der Generation von 1932 der I-Linie (Tab. 3, S. 313 u. 1934 a). Die Durchschnittslänge der Bastarde stimmt mit der mittleren Länge der Mutterbohnen, d.h. also des Elters mit der grössten Länge überein.

Die mittlere *Breite* der Bohnen der I × II-Kreuzungen ist etwa ebensogross wie die mittlere Breite der Mutterbohnen, d.i. also der I-Linie des Ausgangsmaterials, und ist auch ebensogross wie die mittlere Breite der Generation von 1932 der I-Linie (Tab. 3). Die Durchschnittsbreite der Bastardbohnen entspricht der mittleren Breite der Mutterbohnen, d.h. also des Elters mit der grössten Breite; aber für die Breite sind die Unterschiede der Eltern nicht sehr gross.

Die mittlere *Dicke* der Bohnen der I × II-Kreuzungen stimmt vielleicht etwas mehr mit der mittleren Dicke der Mutterbohnen (I-Linie) als derjenigen der Vaterbohnen (II-Linie) überein. Dies gilt noch mehr, wenn wir die Durchschnittsdicke der I × II-Kreuzungen mit den mittleren Dicken der Generationen von 1932 der I- und der II-Linie vergleichen (Tab. 3). Die mittlere Dicke stimmt also mit der mittleren Dicke der Mutterbohnen, d.i. hier des Elters mit der kleinsten Dicke, überein.

Beim Ausgangsmaterial sind die Länge und die Breite der Bohnen

der I-Linie *grösser* als die Länge und die Breite der II-Linie; die Dicke der Bohnen der I-Linie ist *kleiner* als diejenige der II-Linie. Wir finden, dass die Dimensionen der F_1 -Generation von $I \times II$ -Kreuzungen mit den Ausdehnungen der I-Linie übereinstimmen. Sowohl die Länge und die Breite der I-Linie, die grösser als die Länge und die Breite der II-Linie sind, als die Dicke der I-Linie, welche kleiner als die Dicke der II-Linie ist, finden wir bei der F_1 -Generation der $I \times II$ -Kreuzungen wieder. Alle drei Ausdehnungen der Bohnen nach Kreuzung stimmen mit denjenigen der Mutterbohnen überein.

Unser Material eignet sich gut zur Untersuchung der Frage, inwieweit die Ausdehnungen sich selbständig vererben, weil zwei Ausdehnungen der I-Linie grösser sind als bei der II-Linie, während die dritte Ausdehnung kleiner ist. Daher wäre eine grössere Anzahl F_1 -Bohnen für unsere Untersuchung erwünscht gewesen.

Das Gewicht. Das Gewicht der F_1 -Bohnen stimmt mit dem Gewicht der Mutterbohnen, d.i. der schweren Ausgangsrasse überein (Tab. 1 und 2 und 1934 a, Schema S. 297); bisweilen übertrifft es dasjenige der Mutterbohnen. Das Durchschnittsgewicht (Tab. 3) ist ungefähr ebensogross wie das mittlere Gewicht der Mutterbohnen des Ausgangsmaterials und ist auch ebensogross wie das mittlere Gewicht der Bohnen (der Ernte 1932) mit erzwungener Selbstbestäubung. Es findet also kein allgemeines Luxurieren der Bastarde statt. Das mittlere Gewicht der Bohnen der Kreuzungen ist annähernd ebensogross wie dasjenige der Mutterbohnen. Die durchschnittliche Länge und Breite sind etwas kleiner, die durchschnittliche Dicke ist etwas grösser als die entsprechenden Ausdehnungen der Mutterbohnen; diese Unterschiede heben sich in ihrer Wirkung auf das Gewicht also ungefähr auf.

Indices. Der *LB-Index* ist niedrig und stimmt also mit demjenigen der Mutterbohnen überein (Tab. 1 und 2 und Schema S. 297). Der Index von Bohnen mit einer sehr kleinen Länge unterscheidet sich wenig von demjenigen anderer Bohnen; meistens ist er dann etwas höher (vergl. 1934 a, S. 58.).

Der *LD-Index* ist niedrig, ebenso wie derjenige der Mutterbohnen; doch ist die Übereinstimmung nicht so gross wie zwischen dem *LB-Index* beider Arten. Dies gilt auch für den *BD-Index*.

Der mittlere *LB-Index* (Tab. 3) stimmt sehr mit demjenigen der

Mutterbohnen überein, die mittleren LD- und BD-Indices auch, jedoch etwas weniger.

Der Unterschied zwischen den LB-Indices der I- und der II-Linie ist nicht so gross wie derjenige der LD- und der BD-Indices, weil die Dicke der II-Linie grösser ist als diejenige der I-Linie, während die Länge und die Breite der II-Linie kleiner sind als von der I-Linie.

Diese Besonderheit der Ausdehnungen der I- und der II-Linie tritt auch in den Indices der F_1 -Kreuzungen zutage. Die mittleren LD- und BD-Indices stimmen etwas weniger mit denjenigen der I-Linie (der Mutterbohnen) überein, weil an diesen Indices die Dicke teilnimmt, und die Dicke der Bohnen der F_1 -Kreuzungen $I \times II$ unterscheidet sich etwas mehr in bezug auf die Dicke der I-Linien (ist etwas grösser als diese), als die Länge und die Breite.

Die $II \times I$ -Kreuzungen

Auch von den reziproken Kreuzungen ähneln die F_1 -Bohnen den Mutterbohnen.

Die Länge (Tab. 2) ist grösser als diejenige der Mutterbohnen (Tab. 2, 1934 a), d.i. Linie II, und kleiner als diejenige der Vaterbohnen, d.i. Linie I. In bezug auf die Generation 1932 der II- und der I-Linie sehen wir, dass die Länge wenig grösser ist als die Länge der Bohnen der II-Linie der Generation 1932 und viel kleiner als diejenige der I-Linie (Tab. 3—14, 1934 a).

Die mittlere Länge (Tab. 3) liegt mitten zwischen den Durchschnittslängen der I- und der II-Linie des Ausgangsmaterials, aber dichter bei der mittleren Länge der Bohnen der Generation 1932 der II-Linie, d.i. der Generation der Mutterbohnen, als derjenigen der I-Linie.

Vergleichen wir die durchschnittliche Länge der Bohnen der beiden F_1 -Kreuzungen, also der $I \times II$ und der $II \times I$ -Kreuzungen (Tab. 3), dann bemerkt man einen deutlichen Unterschied. Die Länge der F_1 -Bohnen beider Kreuzungen stimmt mit derjenigen der Mutterbohnen überein; daher ist die mittlere Länge der $I \times II$ -Kreuzungen deutlich grösser als diejenige der $II \times I$ -Kreuzungen. Der Unterschied zwischen den mittleren Längen der beiden Kreuzungen ist jedoch erheblich kleiner als derjenige zwischen den mittleren Längen der Mutterbohnen oder als der mittleren Längen der Generation 1932 der Mutterbohnen (der beiden Linien).

Die *Breite* (Tab. 1—3 und die Tabellen von 1934 a) der Bohnen der $II \times I$ -Kreuzungen liegt dicht bei der Breite der Ausgangsform mit der grössten Breite, also der I-Linie. Es ist ein Nachteil für die Deutung, dass die Zahl der Kreuzungen klein ist.

Die mittlere Breite der Bohnen der $II \times I$ -Kreuzungen ist ungefähr ebensogross wie diejenige der $I \times II$ -Kreuzungen.

Die *Dicke* ist gross (Tab. 1—2 und Tab. 1934 a), sie übertrifft oft die Dicke der Ausgangsbohne mit der grössten Dicke. Die mittlere Dicke (Tab. 3) ist grösser als die mittlere Dicke der Bohne des Elters mit der grössten Dicke, d.i. diejenige der II-Linie. Sie ist auch grösser als die mittlere Dicke der Generation 1934 der II-Linie.

Die mittlere Dicke der $II \times I$ -Kreuzungen ist bedeutend grösser als die mittlere Dicke der $I \times II$ -Kreuzungen. Die mittlere Dicke beider Kreuzungen stimmt mit der mittleren Dicke der Mutterbohnen überein. Wo die Mutterbohne die kleinste Dickenausdehnung hat, also bei den $I \times II$ -Kreuzungen, ist die Übereinstimmung der Dicke der F_1 -Bohnen mit derjenigen der Mutterbohnen nicht so gross.

Die Durchschnittslängen und die Durchschnittsdicken von F_1 -Kreuzungen sind also für die $I \times II$ - und die $II \times I$ -Kreuzungen verschieden und richten sich nach der mittleren Länge, bzw. Dicke der Mutterbohnen. Daher ist die mittlere Länge der $I \times II$ -Kreuzungen grösser als diejenige der $II \times I$ -Kreuzungen, und für die mittlere Dicke ist das Umgekehrte der Fall.

Für die mittlere Breite finden wir diesen Unterschied nicht; es ist schade, dass die Anzahl Bohnen der Kreuzungen nicht sehr gross ist.

Der grosse Unterschied zwischen mittleren Längen und mittleren Dicken bei $I \times II$ - und $II \times I$ -Kreuzungen deutet darauf hin, dass die Dimensionen der F_1 -Bohnen sich besonders nach den Dimensionen der Mutterbohnen richten.

Was die Dimensionen von F_1 -Bohnen betrifft, kann man also nicht ohne weiteres sagen, dass diese mit denjenigen des Elters mit den grössten Ausdehnungen übereinstimmen; vielmehr stimmen sie mit den Dimensionen der Mutterbohnen überein. Die Übereinstimmung ist gross, wenn die Ausdehnung der Mutterbohne die grösste Dimension der beiden Eltern ist; die Übereinstimmung ist viel weniger gross, d.h. die Dimension ist fast intermediär, wenn die Dimension der Mutterbohne die kleinste Ausdehnung der beiden Eltern ist.

Das *Gewicht* (Tab. 2) weicht nicht viel ab; vereinzelt kommt ein sehr niedriges Gewicht vor. Das Durchschnittsgewicht stimmt mit dem Durchschnittsgewicht des Elters mit dem grössten Gewicht überein (Tab. 3), also auch mit dem Durchschnittsgewicht der Bohnen der $I \times II$ -Kreuzungen (S. 300).

Das mittlere Gewicht der Bohnen der $II \times I$ -Kreuzungen ist erheblich höher als das mittlere Gewicht der Mutterbohnen, d.i. von Linie II, ist auch höher als das mittlere Gewicht der Bohnen der Generation 1932 der II-Linie. Der Umstand, dass das mittlere Gewicht der F_1 -Bohnen von den $II \times I$ -Kreuzungen so hoch ist, lässt sich auf die grosse Dicke dieser F_1 -Bohnen zurückführen.

Der *LB-Index* der $II \times I$ -Kreuzungen (Tab. 3) liegt zwischen den LB-Indices der Elternformen, nähert sich demjenigen der Mutterbohnen, d.i. der II-Linie und unterscheidet sich nur wenig von dem LB-Index der Bohnen der Generation 1932 der II-Linie. Dass der Index niedriger ist, als derjenige der Mutterbohnen (II-Linie), folgt hieraus, dass die Länge der Bohnen der $II \times I$ -Kreuzungen im Verhältnis mehr als die Breite zugenommen hat und auch aus den grösseren Dimensionen der Bohnen der $II \times I$ -Kreuzungen (1934 a, S. 000).

Auch der *LD-Index* der $II \times I$ -Kreuzungen stimmt überein mit demjenigen der Mutterbohnen (und ist etwas niedriger). Der Unterschied ist aus den veränderten Dimensionen zu erklären (Tab. 3). Dasselbe gilt von dem *BD-Index* (Tab. 3), der auch mit dem BD-Index der Mutterbohnen übereinstimmt, sogar etwas grösser ist.

Wenn wir die Indices der $I \times II$ -Kreuzungen mit denjenigen der $II \times I$ -Kreuzungen und mit denjenigen der Elternbohnen vergleichen (Tab. 3), dann sehen wir, dass sie sehr von einander abweichen und dass alle drei Indices der $I \times II$ -Kreuzungen mit denjenigen der I-Linie, also der Mutterbohnen, übereinstimmen, und dass alle 3 Indices der $II \times I$ -Kreuzungen mit denjenigen der II-Linie, d.i. also auch mit denjenigen der Mutterbohnen, übereinstimmen.

Die Unterschiede der Indices zwischen den $II \times I$ - und den $I \times II$ -Kreuzungen sind etwas weniger gross als diejenigen der Ausgangsformen, das sind die II- und die I-Linie. Diese Veränderungen sind auf die Veränderungen der Ausdehnungen der F_1 -Bohnen zurückzuführen. Augenscheinlich sind die Veränderungen der Dimensionen in bezug auf die Mutterbohnen grösser als diejenigen der Indices.

Wir fanden ja (S. 302), dass die mittlere Breite der Bohnen der $I \times II$ - und der $II \times I$ -Kreuzungen nahezu gleich sind, dass die mittleren Längen beträchtlich voneinander abweichen, aber sich doch einander nähern und dass der Unterschied der mittleren Dicken grösser als derjenige der Elternformen ist; letzteren Unterschied wird erreicht dadurch, dass die Durchschnittsdicke der $II \times I$ -Kreuzungen grösser als diejenige des Elters mit der grössten Dicke ist.

Dieses augenscheinlich unregelmässige Verhalten der Dimensionen bei der Kreuzung kann hierauf beruhen, dass zwei Ausdehnungen der I-Linie grösser als diejenigen der II-Linie sind und dass die dritte Ausdehnung der I-Linie kleiner als diejenige der II-Linie ist. Wir könnten hier in der F_1 -Generation leicht auf die Frage der Selbständigkeit der Ausdehnungen bei der Erbllichkeit gestossen sein. Unser Material ist aber, wie gesagt, zu klein für definitive Schlüsse.

Der Umstand, dass bei den $II \times I$ -Kreuzungen die mittlere Dicke der F_1 -Bohnen noch grösser als diejenige des Elters mit der grössten Dicke ist, kann darauf beruhen, dass bei $II \times I$ -Kreuzungen die Form sich nach derjenigen der Mutterbohne richtet. Die Mutterbohne (II-Linie) ist hier die kleinste Bohne der beiden Eltern, d.h. Länge und Breite (und Gewicht) sind kleiner als vom Vater (I-Linie). Die F_1 -Bohnen richten sich nach der Mutterbohne; doch nun diese die kleinste der Eltern ist, sind die F_1 -Bohnen in beträchtlichem Grade intermediär; die Länge und die Breite der F_1 -Bohnen der $II \times I$ -Kreuzung sind also beide grösser als die Länge und die Breite der II-Linie. Um nun zu erreichen, dass die Form, also die Indices der F_1 -Bohnen mit derjenigen der Mutterbohnen übereinstimme, ist auch die Dicke grösser geworden, wenn sie auch dadurch grösser wurde als die grösste Dicke der Eltern (II-Linie).

Die grosse Regelmässigkeit im Verhalten der Indices deutet darauf hin, dass der Index eine gute biometrische Grösse ist (WELDON). Man kann sagen, dass die Indices der Mutterbohnen dominant sind. Es erhebt sich dabei die Frage, was Dominanz hier bedeutet.

Das Resultat dieser Bohnenkreuzungen ist in bezug auf die Bohnenform also, dass F_1 (F_1 -Samengeneration) reziprok ungleich ist, indem die Dimensionen und namentlich die Indices mit den Dimensionen und den Indices der Mutterbohnen übereinstimmen (Matroclinie). Die reziproken Kreuzungen ergeben in der F_1 -Generation einen deutlichen Unterschied.

Unsere Resultate sind nicht ohne weiteres dieselben wie diejenigen anderer Untersucher. In Zusammenhang hiermit sei darauf hingewiesen, dass über die Bedeutung der F_1 -Bohnen, verglichen mit der F_1 -Pflanze noch einige Unsicherheiten bestehen.

MENDEL sagt sehr deutlich (S. 11): „Die Hybridform der Samengestalt und des Albumens entwickeln sich unmittelbar nach der künstlichen Befruchtung durch die blosse Einwirkung des fremden Pollens. Sie können daher schon im ersten Versuchsjahre beobachtet werden.“

Bei seinen *Pisum*-Kreuzungen fand MENDEL, wie bekannt, keinen Unterschied zwischen Kreuzungen und ihren reziproken Kreuzungen. Er sagt (S. 10): „Es wurde ferner durch sämtliche Versuche erwiesen, dass es völlig gleichgültig ist, ob das dominierende Merkmal der Samen- oder Pollenpflanze angehört. Die Hybridform bleibt in beiden Fällen genau dieselbe.“

Dieses Resultat hat, wie gesagt, Bezug auf seine *Pisum* Kreuzungen.

MENDEL führte auch Kreuzungen mit *Phaseolus vulgaris* aus (S. 32). Hier waren die Resultate weniger einfach. MENDEL kreuzte auch *Phaseolus nanus* mit *Phaseolus multiflorus*. Die erstere hat kleine, die letztere grosse Samen. Die Samengrösse der F_1 -Samengeneration wird von MENDEL nicht erwähnt. Er spricht nur über die F_1 -Pflanze; diese Samen gehörten also zu der F_2 -Samengeneration. Wir kommen hierauf später zurück.

Auch JOHANNSEN erwähnt die verschiedenen Resultate von Bohnenkreuzungen in der F_1 -Generation nicht. Er weist darauf hin, dass Embryo und Endosperm der F_1 -Generation angehören (1913, S. 473, Zus. 1), und dass von Samen, deren Schalen F_1 repräsentieren, die Embryonen F_2 sind. Die Schalen haben dabei den weitaus grössten Einfluss auf das Gewicht der Samen, fugt er hinzu (1913, S. 552, Zus. 1). Bei einer Kreuzung verschieden langer Bohnen findet JOHANNSEN die Länge des Bastards intermediär (1926; S. 161). JOHANNSEN meint hier die Bohnen der F_1 -Pflanzen (also der F_2 -Samengeneration).

T. TAMMES (1911, S. 211) hebt bei ihren Untersuchungen über die Erbllichkeit der Länge des Samens bei Kreuzungen zwischen *Linum*-formen hervor, dass der Samen zwei Generationen zugleich angehört: die Samenschale ist ein Teil der Mutterpflanze, der Keim dagegen

gehört schon zur folgenden Generation. TINE TAMMES findet, dass die Grösse des Samens nur von den Eigenschaften der Mutterpflanze bestimmt wird, dass also bei reziproken Kreuzungen zwischen Formen mit kleinen und mit grossen Samen die aus beiden Kreuzungen entstandenen Samen ungleicher Grösse sind. Der Samen der ersten Hybridgeneration verhält sich, was die Grösse desselben betrifft, derart als ob der ganze Samen dieser Generation angehört. In Übereinstimmung hiermit, werden die Samen der ersten Hybridgeneration mit F_1 , die der zweiten mit F_2 , u.s.w. angedeutet. Es ist fraglich, ob dies richtig ist, und wir werden später darauf zurückkommen.

Eingehend hat E. VON TSCHERMAK sich mit dem Problem der F_1 -Kreuzungen von Bohnen beschäftigt.

Nach MENDELS Auffassung (s. oben), dass es gleichgültig ist, ob das dominierende Merkmal der Samen- oder der Pollenpflanzen angehört, macht TSCHERMAK (1913 Zus. 10) die Bemerkung; „dass das Geschlecht des sog. Übertragers oder die Verbindungsweise zweier Formen bei gewissen Rassen, doch nicht bedeutungslos ist, und zwar zeigt hierbei die Mutterform grösseren Einfluss.“ In seiner Publikation von 1922 bespricht er den Xenienbegriff, wie dieser namentlich durch die Untersuchungen CORRENS' bei Mais (1903) verdeutlicht ist. Es handelt sich hier um Samen-Xenien.

TSCHERMAK (1922) kreuzte Rassen von *Phaseolus vulgaris*. Das mittlere Gewicht der Mutterrasse war 0,100 g., die Streuung war etwa 0,0235; das Durchschnittsgewicht der Vaterasse war 0,573 g., die Streuung ca. 0,071. Das mittlere Gewicht von 30 F_1 -Bohnen betrug 0,196 g. und die Streuung etwa 0,0246. Das durchschnittliche Gewicht der F_1 -Samengeneration ist also hier intermediär, doch dabei matrokinisch. Bei dieser Kreuzung hatte also die Mutterrasse das durchschnittlich kleine Gewicht. Die reziproke Kreuzung wird nicht vermeldet.

Auch ein zweiter entsprechender Versuch zeitigte ein solches Resultat.

Das Durchschnittsgewicht der kleinen Rasse war 0,100 g., die Streuung ca. 0,0235 und das der grossen Rassen: mittleres Gewicht = 0,7415 g. und die Streuung 0,0756. Von der Kreuzung, wo die kleine Rasse die Mutter war, betrug das mittlere Gewicht der F_1 -Bohnen (nur 9) 0,342 g. Auch hier lag also Matrokinie der F_1 -Samengeneration vor: intermediär mit Annäherung zur Mutter, d.i.

hier des Elters mit dem durchschnittlich kleinen Gewicht. Von einer anderen Kreuzung teilt TSCHERMAK ein vorläufig abweichendes Resultat mit. In einer späteren Veröffentlichung vermeldet TSCHERMAK ein Beispiel bei Linsen (S. 175, Zus.) mit vollständiger Matroklinie in der F_1 -Samengeneration.

TAVCAR (1926) experimentierte auch mit *Phaseolus vulgaris* und studierte die Ausdehnungen; er erwähnt die Arbeit E. VON TSCHERMAKS.

TAVCAR (S. 89) verrichtete die Kreuzungen Linie AA \times Linie BB und die reziproken Kreuzungen BB \times AA. Er erhielt in der 1. Samengeneration 28 Samen von der AA \times BB-Kreuzung und 39 Samen von der BB \times AA-Kreuzung. TAVCAR findet, dass für beide Kreuzungen die Dimensionen der F_1 -Bohnen intermediär sind. Es traten Xenien auf. Darunter ist also ein selbständiges Verhalten der Samenmerkmale, eine sogenannte direkte Wirkung des Pollens auf die Beschaffenheit der Kreuzungsprodukte zu verstehen. Die F_1 -Bohnen ähneln nicht den Mutterbohnen; doch sie sind intermediär durch die Wirkung der Vaterbohnen.

ERITH (1930) stellte Kreuzungsversuche über Ausdehnungen und Form bei *Vicia faba* an. Hier finde ich jedoch nicht die F_1 -Samengeneration erwähnt; es wird nur über F_1 -Pflanzen gesprochen.

Als Ausdruck für die Form gebraucht ERITH nicht die LB-, LD- und BD-Indices, sondern in Anschluss an FALKOWSKA the index of Form $\frac{-L_1 + L_2}{L_3}$, worin L_1 , L_2 und L_3 die drei Ausdehnungen darstellen. Es lag für mich kein Grund vor, diesen Index überzunehmen.

SIRKS (1932) studierte in seinen ausgedehnten Versuchen mit *Vicia faba* auch die Länge und die Breite der Samen (S. 323). Er schreibt: „Der Vergleich der F_1 -Generationen (d.h. also für die auf der Mutterpflanze, nach der Bastardierung entstandenen Samen) mit den beiden Eltern zeigt, dass der grössere Samentypus nur dominiert, wenn die grosssamige Linie als Mutter gebraucht wurde. In den entgegengesetzten Fällen, wo also die Mutterlinie kleinere Samen hatte als die Vaterpflanze, wurde gefunden, dass die geringeren Dimensionen der Mutterpflanze in der F_1 -Generation dominierten.“

SIRKS fand, dass in diesem zweiten Falle die F_1 -Samen oft eine zerrissene Samenschale besaßen und im Winter ihr Keimvermögen

verloren geht. Er meint (S. 372), „dass hier die F_1 -Samengeneration in ihrem Wachstum von der kleinen mütterlichen Samenschale behindert werden kann.“

Aus Tab. 59 und 60 (SIRKS 1932) erhellt, dass in seinem Material für F_1 -Bohnen eine nahezu völlige Matroklinie besteht.

Auch LAIBACH (1931), der mit Linumarten experimentierte wies auf die Störungen in den physiologischen Beziehungen zwischen Mutter und Embryo bei Bastardierung hin.

Ebenso studierte SINNOTT (1931) die Kreuzung bei Cucurbito-Rassen von sehr verschiedener Grösse und Form.

ZUSAMMENFASSUNG

Es werden die Resultate der Kreuzung zweier Bohnenrassen mitgeteilt, soweit es die F_1 -Samengeneration betrifft. Die Bohnen der I-Linie sind lang, breit und platt oder dünn, diejenigen der II-Linie sind kurz, schmal und dick. Die 1. und die 2. Ausdehnung der I-Linie sind also grösser als diejenigen der II-Linie; die 3. Ausdehnung ist kleiner. Das Gewicht der Bohnen der I-Linie ist bedeutend grösser, als das der II-Linie. Die LB-, LD- und BD-Indices der I-Linie sind viel niedriger als diejenigen der II-Linie. Für den LB-Index ist der Unterschied am kleinsten.

Es wurden 22 $I \times II$ - und 11 $II \times I$ -Kreuzungen verrichtet; von den $I \times II$ -Kreuzungen wurden 66, von den $II \times I$ Kreuzungen 40 Bohnen erzielt.

Von beiden Kreuzungsformen ähnelten die F_1 -Bohnen den Mutterbohnen (Matroklinie). Dies ist für die Indices noch mehr der Fall als für die Dimensionen. Bei den $II \times I$ -Kreuzungen, wo also die Mutterbohne eine kleinere Ausdehnung als die Vaterbohne hat, weicht die Durchschnittslänge der F_1 -Bohnen in bezug auf die Mutterbohne mehr ab, d.i. sie ist mehr intermediär als in den $I \times II$ -Kreuzungen, wo die Mutterbohne grössere Längenausdehnung hat als die Vaterbohne. Für die Breite ist dieser Unterschied nicht deutlich. Die Dicke stimmt sowohl in den $I \times II$ - als in den $II \times I$ -Kreuzungen mit der Dicke der Mutterbohnen überein; in der $II \times I$ -Kreuzung ist sie noch grösser als diejenige der Mutterbohnen.

Das Gewicht der Bohnen der $I \times II$ - und der $II \times I$ -Kreuzungen

ist fast gleich gross und stimmt mit dem Gewicht des Elters mit dem grössten Gewicht überein.

Die LB-, LD- und BD-Indices verhalten sich regelmässiger als die Dimensionen bei Kreuzung: Alle drei Indices von F_1 -Bohnen nach $I \times II$ -Kreuzung stimmen mit den Indices der I-Linie überein, nach $II \times I$ -Kreuzung mit den Indices der II-Linie. Es besteht also Matroklinie.

Kurz wird schliesslich noch die Literatur besprochen und auf die Unsicherheit in derselben hingewiesen. Die von VON TSCHERMAK angestellten Experimente mit *Phaseolus vulgaris* und diejenigen SIRKS' mit *Vicia faba* ergaben jedoch mit den unserigen übereinstimmende Resultate.

TAB. I. DIE KREUZUNGEN I × II

Nr.	L	B	D	Gew. in mg.	LB	LD	BD	Nr.	L	B	D	Gew. in mg.	LB	LD	BD
1 ^a	I ₁ × II ₁ Eine Hülse, 4 Bohnen.							6a ^{a)}	Zweite Hülse, 3 Bohnen.						
	14,6	8,5	5,8	505	58,2	39,7	68,2		15,0	8,4	6,4	570	56,0	42,6	76,1
	15,2	8,6	6,2	555	56,6	40,8	72,1		14,7	8,7	6,4	590	59,3	43,5	73,5
	14	8,7	6	515	62,2	42,8	69		13,7	8,1	6,4	500	59,1	46,7	79,0
	14,1	8,2	6,3	500	58,2	44,7	76,8								
2	I ₁ × II ₁ Eine Hülse, 4 Bohnen.							7	I ₁ × II ₁ Eine Hülse, 2 Bohnen.						
	13,6	8,1	6,1	450	59,5	44,8	75,3		14,2	8,8	6,4	570	62,0	45,0	72,7
	14,6	8,5	6,5	545	58,3	44,6	76,4		13,6	8,3	6,8	500	61,0	49,9	81,9
	14,5	8,3	6,3	510	57,3	43,5	75,9								
	14,5	8,3	6,2	510	57,3	42,8	74,7								
3	I ₁ × II ₁ Eine Hülse, 5 Bohnen.							8	I ₁ × II ₁ Eine Hülse, 5 Bohnen.						
	15,3	8,4	6,6	585	54,9	43,2	78,6		15,5	9,6	6,7	650	62,0	43,2	69,7
	14,7	8,2	6,2	520	55,8	42,2	75,6		14,3	9,5	6,3	600	66,4	44,0	66,3
	14,9	8,1	6,5	545	54,4	43,7	80,2		14,0	9,2	6,2	560	65,7	44,3	69,5
	13,8	7,9	6,2	465	57,2	44,9	78,5		14,8	9,3	6,3	610	62,8	42,5	66,6
	13,2	7,8	6	440	59,1	45,5	77		13,6	8,8	6,0	470	64,7	44,1	68,1
4 ^{a)}	I ₁ × II ₁ Eine Hülse, 5 Bohnen.							9	I ₁ × II ₁ Zwei Hülsen, a. Erste Hülse, 5 Bohnen.						
	15,5	8,7	6,1	580	56,0	39,3	70,1		15,3	8,7	6,8	620	56,8	44,4	78,1
	15,0	8,6	6,0	540	57,3	40,0	70,0		14,7	8,6	6,5	570	50,5	44,2	75,5
	15,1	8,8	6,0	560	58,2	39,7	68,1		14,8	8,6	6,7	590	58,1	45,2	77,9
	14,4	8,5	6,1	520	59,0	42,3	71,7		14,2	8,4	6,3	520	59,1	44,8	75,0
	14,9	8,8	6,3	570	59,0	41,5	71,0		14,2	8,1	6,2	500	57,0	43,6	76,5
5	I ₁ × II ₁ Eine Hülse, 1 Bohne.								b. Zweite Hülse, 4 Bohnen.						
	14,3	8,7	6,4	520	60,8	44,7	73,5		15,4	8,8	6,6	620	57,1	42,8	75,0
									15,5	8,6	6,5	600	55,4	42,0	75,5
									15,4	8,6	6,3	590	56,0	40,9	73,2
									15,2	8,4	6,7	570	55,2	44,0	79,7
6 ^{a)}	I ₁ × II ₁ Zwei Hülsen, Erste Hülse 5 Bohnen, wovon 1 ru- dimentär,							10	I ₁ × II ₁ Eine Hülse, 3 Bohnen.						
	15,1	8,5	6,9	600	56,3	45,7	81,1		14,3	8,5	6,4	540	59,4	44,7	75,2
	—	—	—	10	—	—	—		14,7	8,7	6,5	570	59,1	44,2	74,7
	15,0	8,3	6,3	560	55,3	42,0	75,9		14,5	8,5	6,7	550	58,6	46,2	78,8
	14,3	8,6	6,8	590	60,1	47,5	79,0								
	13,7	8,1	6,7	510	59,1	49,0	82,7	11	I ₁ × II ₁ Eine Hülse, 1 Bohne.						
									11,5	8,5	6,6	550	58,6	45,5	77,6

^{a)} Diese Kreuzung ist nicht gelungen, blühte nach einem Jahre weiss, ist deshalb die I. Linie und wurde nicht für die Berechnungen angewendet.

^{a)} Unsicherheitshalber nicht angewendet, hat wahrscheinlich weiss geblüht.

TAB. I. (Fortsetzung)

Nr.	L	B	D	Gew.	LB	LD	BD	Nr.	L	B	D	Gew.	LB	LD	BD
12	I ₃ × II ₄ Eine Hülse ¹⁾ , 2 Bohnen.							18	I ₃ × II ₁ Eine Hülse, 3 Bohnen.						
	13,3	7,8	5,5	400	58,6	41,3	69,2		15,8	9,1	6,7	650	57,6	42,9	73,7
	15,1	9,2	6,2	570	60,9	41,0	69,5		15,2	9,1	6,6	635	59,8	43,4	72,5
									15,2	8,9	6,7	605	58,6	44,1	75,3
13	I ₄ × II ₄ Eine Hülse, 4 Bohnen.							19	I ₃ × II ₂ Eine Hülse, 2 Bohnen.						
	15,0	8,9	6,7	610	59,3	44,7	75,2		15,1	9,1	7,1	655	60,3	47,—	78,—
	14,8	8,6	6,8	600	58,1	46,0	79,0		15,5	8,8	6,8	655	65,8	43,8	77,3
	14,7	8,8	6,9	600	59,8	47,0	78,3								
	15,1	8,8	7,0	630	58,3	46,3	79,5								
14	I ₄ × II ₄ Eine Hülse, 4 Bohnen.							20	I ₃ × II ₄ Eine Hülse, 3 Bohnen.						
	15,4	9,2	6,2	600	60,0	40,2	69,5		14,8	8,4	6,6	560	56,8	44,6	78,5
	14,7	9,3	6,8	610	63,2	46,2	73,1		14,8	8,4	6,4	540	56,8	43,3	76,2
	14,7	9,3	6,5	600	63,2	44,2	69,8		13,7	7,8	5,9	440	57	43,1	75,7
	14,8	8,7	6,7	570	58,8	45,2	77,0								
15 ²⁾	I ₄ × II ₃ Eine Hülse, 1 Bohne.							21 ³⁾	I ₇ × II ₃ Eine Hülse, 3 Bohnen.						
	15,7	9,4	6,2	610	60,0	40,0	65,9		13,5	8,6	6,3	485	63,7	46,6	73,2
									12,3	8,7	5,6	392	70,7	45,5	64,3
									12,9	8,6	5,2	361	66,6	40,3	60,5
16	I ₄ × II ₃ Eine Hülse, 3 Bohnen.							22 ³⁾	I ₇ × II ₄ Eine Hülse, 4 Bohnen.						
	15,2	8,9	6,7	620	58,5	44,0	75,2		14,7	9,2	7,0	593	62,5	47,6	76,1
	14,6	8,7	6,6	570	60,0	45,2	75,8		14,9	9,2	6,7	605	61,7	45,0	72,8
	13,3	8,0	6,3	450	60,1	47,3	78,7		15,4	9,1	7,1	644	59,1	46,1	78,0
									14,3	8,3	6,0	447	58,0	42,0	72,3
17	I ₃ × II ₃ Eine Hülse, 4 Bohnen.														
	14,9	8,8	6,4	570	59,1	42,9	72,7								
	14,8	8,6	6,8	580	58,1	46,—	79,2								
	14,—	8,3	6,1	490	59,3	43,6	73,5								
	14,2	8,2	6,8	540	57,7	47,8	83								

¹⁾ Eine kranke Hülse, hat nach einem Jahre nicht geblüht.²⁾ Nicht angewendet, blühte nach einem Jahre weiss.³⁾ Diese Kreuzungen sind in 1933 nicht verwendet.

TAB. 2. DIE KREUZUNGEN II \times I

Nr.	L	B	D	Gew.	LB	LD	BD	Nr.	L	B	D	Gew.	LB	LD	BD
23	II ₁ \times I ₁ Eine Hülse, 2 Bohnen.								12,2	8,6	7,9	530	70,5	64,8	91,9
	12,8	8,7	7,8	565	67,5	61,-	89,6		12,4	8,6	8,-	565	69,4	64,5	93,-
	13,2	9,-	7,9	600	68,1	59,8	87,8		11,8	8,3	7,5	470	70,3	63,6	90,4
24	II ₁ \times I ₁ Eine Hülse, 5 Bohnen.								b. Zweite Hülse, 5 Bohnen.						
	Die 4e Bohne ist hypoplastisch, die 5e ganz rudimentär.								12,2	8,5	7,6	500	69,7	62,3	89,4
	12,7	8,4	7,7	535	66,1	60,7	91,7		12,3	8,3	7,6	495	67,5	61,8	91,6
	12,4	8,5	7,6	525	68,5	61,3	89,5		12,3	8,3	7,4	500	67,5	60,2	89,2
	11,2	7,7	7,3	430	68,7	65,2	94,7		12,5	8,2	7,8	525	65,6	62,4	95,1
	—	—	—	140	—	—	—		11,7	8,3	7,6	485	70,9	65,-	91,6
25	II ₁ \times I ₁ Eine Hülse, 5 Bohnen.							30	II ₁ \times I ₁ Eine Hülse, 5 Bohnen.						
	13,3	8,9	7,2	555	67	54,2	80,9		12,8	8,8	7,8	565	68,7	60,9	88,7
	13,4	9,1	7,2	565	68	53,7	79,1		12,6	8,9	7,9	590	70,6	62,7	88,8
	13,1	8,8	7,3	550	67,2	55,7	82,9		12,4	8,7	7,8	545	70,1	62,9	89,7
	12,2	8,8	6,3	465	72,1	51,7	71,6		12,1	8,8	7,8	550	72,7	64,4	88,7
	13,2	8,8	7,3	555	66,7	55,4	83,-		12,7	8,7	7,8	560	68,5	61,4	89,6
26 ¹⁾	II ₁ \times I ₁ Eine Hülse, 1 Bohne.							31	II ₁₁ \times I ₁ Eine Hülse, 2 Bohnen.						
	14,1	9,4	8,3	665	66,8	58,9	88,3		13,1	8,7	7,2	547	66,4	55,-	82,7
									13,1	8,7	7,2	542	66,4	55,-	82,7
27	II ₁ \times I ₁ Eine Hülse, 5 Bohnen.							32	II ₁₁ \times I ₁ Zwei Hülsen.						
	12,3	8,7	7,7	515	70,8	62,6	88,5		a. Erste Hülse, 2 Bohnen.						
	12,-	8,8	7,8	515	73,3	64,6	88,1		13,2	8,5	6,9	515	64,4	52,3	81,2
	13,2	8,9	7,9	595	67,4	59,9	88,8		13,7	8,7	7,1	555	63,5	51,8	81,6
	12,8	8,6	7,8	565	67,2	60,9	90,7		b. Zweite Hülse, 1 Bohne.						
	13,2	8,6	7,7	553	65,2	58,3	89,5		13,6	8,8	7,1	550	64,7	52,2	80,7
28	II ₁ \times I ₁ Eine Hülse, 1 Bohne.							33	II ₁₁ \times I ₁ Eine Hülse, 2 Bohnen.						
	14,5	9,-	7,7	650	62,1	53,1	85,6		11,2	7,8	6,3	330	69,6	56,3	80,8
29	II ₁ \times I ₁ Zwei Hülsen.								11,7	7,9	6,9	405	67,5	59,-	87,4
	a. Erste Hülse, 6 Bohnen.														
	12,3	8,7	7,9	540	70,7	64,2	90,8								
	12,3	8,7	7,9	535	70,7	64,2	90,8								
	12,5	8,7	7,9	550	69,6	63,2	90,8								

¹⁾ mit einem Knicks.²⁾ Diese Hülse ist späterhin verloren gegangen.

TAB. 3. DIE ERGEBNISSE DER KREUZUNGEN

Ausgangs- material		Ernte 1932									
I. Linie		II. Linie		Kreuzungen							
		I. Linie		II. Linie		I × II		II × I			
		Gezwungen Selbstbe- stäubung	Freie Bestäubung	Gezwungen Selbstbe- stäubung	Freie Bestäubung	66 Bohnen		40 Bohnen			
13 Bohnen		127 Bohnen	498 Bohnen	635 Bohnen	1329 Bohnen						
M	M	M	M	M	M	M ± m	σ ± m	M ± m	σ ± m	M ± m	σ ± m
14,8	10,7	16,05	15,45	11,3	11,6	14,6 ± 0,086	0,7 ± 0,06	12,7 ± 0,11	0,7 ± 0,083	12,7 ± 0,11	0,7 ± 0,083
8,9	7,8	8,9	8,9	8,05	8,13	8,64 ± 0,05	0,41 ± 0,036	8,62 ± 0,05	0,33 ± 0,04	8,62 ± 0,05	0,33 ± 0,04
6,1	6,8	6,3	6,2	6,9	6,985	6,4 ± 0,046	0,37 ± 0,032	7,5 ± 0,07	0,43 ± 0,05	7,5 ± 0,07	0,43 ± 0,05
55,7	38,2	54,9	59,9	42,3	45,4	55,2 ± 0,83	6,74 ± 0,59	53,4 ± 0,92	5,83 ± 0,7	53,4 ± 0,92	5,83 ± 0,7
60,2	74,3	56,05	58,—	71,6	70,0	59,35 ± 0,4	3,23 ± 0,28	68,3 ± 0,39	2,47 ± 0,29	68,3 ± 0,39	2,47 ± 0,29
41,1	63,6	39,3	40,2	61,4	60,1	44,3 ± 0,28	2,— ± 0,18	59,7 ± 0,67	4,26 ± 0,5	59,7 ± 0,67	4,26 ± 0,5
68,2	85,8	70,1	69,1	86,1	85,9	73,7 ± 0,52	4,2 ± 0,37	88 ± 0,77	4,88 ± 0,58	88 ± 0,77	4,88 ± 0,58

LITERATUR

- 1930 E. BAUR. Einführung in die Vererbungslehre. Borntraeger, Berlin.
- 1901 C. CORRENS. Bastarde zwischen Maisrassen mit besonderer Berücksichtigung der Xenien. Bibliotheca botanica H. 53.
- 1930 ADELA G. ERITH. The Inheritance of Colour, Size and Form of Seeds and of Flowercolour in *Vicia Faba*. Genetica XII p. 478.
- 1934 G. P. FRETS und G. WANROOY. Die Erbllichkeit der Bohnenform und des Bohnengewichtes bei *Phaseolus vulgaris*. I Die Elternlinien. Genetica XVI, p. 45.
- 1903 W. JOHANNSEN. Ueber die Erbllichkeit in Populationen und in reinen Linien. G. Fischer, Jena.
- 1913 ——— Elemente der exakten Erbllichkeitslehre 1. Aufl. G. Fischer, Jena.
- 1926 ——— Idem, 3. Aufl.
- 1931 H. N. KOOIMAN. Monograph on the Genetics of Phaseolus. Bibliographia genetica VIII, p. 295.
- 1931 F. LAIBACH. Ueber Störungen in den physiologischen Beziehungen zwischen Mutter und Embryo bei Bastardierung. Z. f. ind. Abst. u. Vererb. LIX, S. 102.
- 1913 G. MENDEL. Versuche über Pflanzenhybriden. Herausgegeben von E. VON TSCHERMACK. Oswald's Klassiker N. 121.
- 1931 E. W. SINNOTT. The Indenpendence of genetic Factors governing Size and Shape. Journ. of Heredity Vol. XXII, p. 381.
- 1932 M. J. SIRKS. Beiträge zu einer genotypischen Analyse der Ackerbohne, *Vicia Faba* L. Genetica XIII, S. 209.
- 1911 TINE TAMMES. Das Verhalten fluktuierend variierender Merkmale bei der Bastardierung. Recueil des travaux botaniques néerlandais. T. VIII, p. 201.
- 1926 A. TAVČAR. Die Vererbung der Samendimensionen von *Phaseolus vulgaris* L. Z. f. ind. Abst. u. Vererb. XL, p. 83.
- 1922 E. TSCHERMACK, s. MENDEL. Ueber die Vererbung des Samengewichtes bei Bastardierung verschiedener Rassen von *Phaseolus vulgaris*. Z. f. ind. Abst. u. Vererb. XXVIII, p. 23.
- 1928 ——— Einige Bastardierungsergebnisse an Linsen und Ackerbohnen. Sitz. ber. Akad. Wiss. Wien, Abt. 1. Math. nat. Kl. Bd. 137. S. 171.

THE GENETICS OF NEUROSPORA

VI. BISEXUAL AND AKARYOTIC ASCOSPORES FROM *N. CRASSA*

by

CARL C. LINDEGREN

William G. Kerckhoff Laboratories of the Biological Sciences, California
Institute of Technology, Pasadena, California

(Received for publication April 24th, 1934)

With 2 textfigures

In this and the foregoing studies of the genetics of *Neurospora*, more than a thousand asci of *N. crassa* have been dissected, mycelia raised from each of the eight ascospores of a given ascus, and these mycelia tested individually for sex reaction. Only one of these asci contained bisexual spores. In this case the mycelia from spores 1, 2, 5, and 6 produced perithecia, or sexual offspring, when grown alone in separate tubes of nutrient agar. Spores 3, 4, 7, and 8 were very small hyaline structures, and were incapable of germination. Ordinarily asci of *N. crassa* contain eight ripe ascospores, four of which are purely (+) and four purely (—) in sex reaction. Many other asci from the cross producing this exceptional ascus were analyzed, but all were found to be of the standard type.

In *N. tetrasperma*, four bisexual spores are regularly produced in each ascus. But in such asci, immature, „aborted” spores are not found. DODGE (1927) has shown that these bisexual spores of *N. tetrasperma* are formed by the approximation of two nuclei of opposite sex before the spore is cut out, and the inclusion of these two approximated nuclei within a single spore wall. In *N. crassa* and *N. sitophila*, he found exceptional asci in which two or more (sometimes all eight) nuclei were included in a single spore. MOREAU and MORUZI

(1932) have reported similar cases. But all those asci differed from the one reported herewith. In the present case four akaryotic spores were found in addition to the four bisexual spores.

The mycelia from each of the four bisexual spores produced conidia asexually (as well as perithecia sexually). Cultures were made from single conidia of each of the four lines. Since conidia are usually multinucleate, most of the mycelia grown from the four lines would be expected to be bisexual. This was the case. From spore line No. 1, 24 bisexual conidia were obtained; from No. 2, twelve; from No. 5, twenty-three; and from No. 6, eighteen. But unisexual conidia were also produced in each case, as shown by the following tabulation: From mycelium No. 1, 1 *normal* (+) conidium.

From mycelium No. 2, 5 *normal* (—) conidia and 7 *tan* (+) conidia.

From mycelium No. 5, 2 *normal* (+) conidia and 1 *tan* (—) conidium.

From mycelium No. 6, 1 *normal* (—) conidium and 4 *tan* (+) conidia.

The symmetry of constitution of the heterokaryons suggests that the absent (—) component of No. 1 was probably *tan* (—).

In this ascus four genotypes were produced, namely, *normal* (+), *normal* (—), *tan* (+), and *tan* (—). Not more than four genotypes can be produced by a normal meiosis. Since each one was viable, non-disjunction is excluded as an explanation of the degenerate ascospores, and, moreover, it is indicated that the aborted ascospores are akaryotic. With respect to the detectable genes, heterokaryons 2 and 6 are similar, namely, *normal* (—) \times *tan* (+). Heterokaryons 1 and 5 were probably also similar, *normal* (+) \times *tan* (—). Work by DODGE (1927) and the writer (LINDEGREN 1932) suggests that attraction of (+) and (—) nuclei for each other is a factor in the production of bisexual ascospores. It is possible that in this particular case, chance assortment built up nuclei so constituted that the factors which govern the attraction of (+) for (—) nuclei were unusually effective. This would explain the genetic similarity of the heterokaryons. Figure 1 shows how association of nuclei followed by conjugate division could produce four bisexual spores. The production of four akaryotic spores may indicate that the mechanism governing the production of spore walls enjoys a certain amount of autonomy. This is also indicated by the fact that in the course of inbreeding certain pure-bred stocks, especially the *pale* stock, large numbers of akaryotic spores were discovered in some generations.

In this strain asci have been found containing as many as 20 ascospores, most of which contained no nuclei.

Perithecia produced directly by the four bisexual mycelia were dissected and the asci analyzed. Several matings were also made between the unisexual strains obtained by somatic segregation from

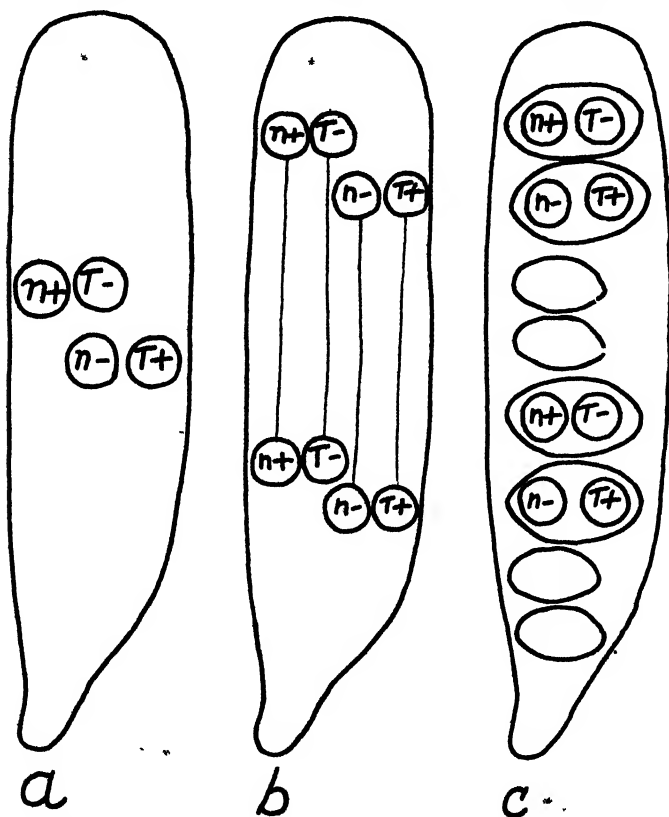


FIG. 1. (a) Association of nuclei following meiosis; (b) Conjugate division of associated nuclei. ;(c) Four spore walls enclosing paired nuclei and four spore walls being formed in the positions ordinarily occupied by nuclei.

the heterokaryons. The results are shown in figure 2. No further bisexual ascospores were encountered in the course of growing the spores from forty offspring asci. The unusual character of the parent ascospores was not transmitted to their immediate progeny. This indicates that the proposed explanation is correct, for if a chance

assortment of factors was responsible for the production of nuclei which exerted unusual attractions on each other, reassortment of these factors following sexual reproduction would be expected to upset this combination. This suggests that *N. tetrasperma* differs from the eight-spored species in containing some device, possibly chromosome inversion which prevents reassortment of the genes controlling attraction of (+) for (—) nuclei. It is interesting to note that the attraction of (+) for (—) nuclei is not determined entirely by the (+) and (—) genes themselves.

The inheritance of *tan* versus *normal* has already been discussed

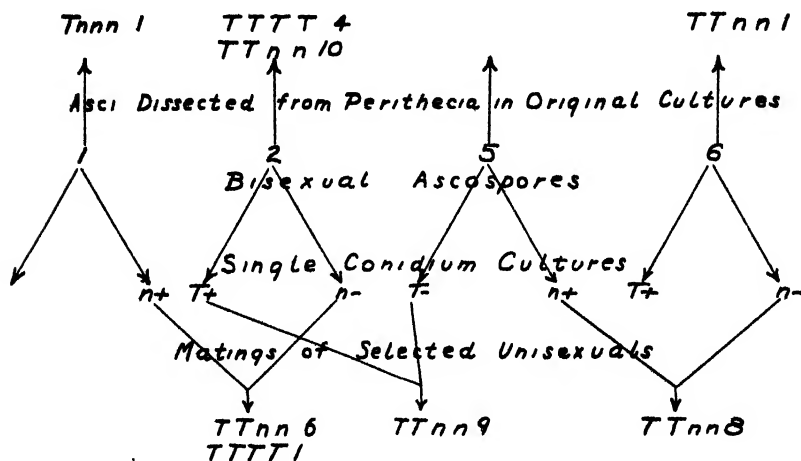


FIG. 2. Pedigree and genetical composition of asci obtained from sexual reproduction of bisexual ascospores.

(LINDEGREN 1934). The behavior of these genes as shown by the asci in figure 2 is similar to that previously described. The *normals* are apparently modified *tans*.

These experiments suggest that the third division may in some cases have a value as a device to insure the incorporation of two nuclei of opposite sex in each ascospore. The high number of eight-spored as compared with four-spored species of *Ascomycetes* suggests that the third division has other more or equally important values to the organism. In eight-spored *Ascomycetes* the third division doubles the number of spores. It is possible that under certain conditions

bisexual ascospores have a higher survival value than unisexual ascospores and that in other conditions the reverse is true.

GWYNNE-VAUGHAN and others associated with her have described an unusual cytological mechanism whereby the number of chromosomes is reduced from tetraploid to haploid in the ascus. In *Ascobolus* she and WILLIAMSON (1932) have shown that the number of anaphase chromosomes at the first division was twenty-four, with twelve passing to each pole. At the second division there were also twelve chromosomes passing to each pole. But at the third division, the twelve metaphase chromosomes paired to form bivalents (apparently without dividing) and six univalents went to each pole. This she called brachymeiosis. Except for herself and associates in her own laboratory, no other workers have corroborated these findings. She concluded that the function of the third division was to reduce the chromosome number following a double fusion. Recently she and WILLIAMSON (1933) found brachymeiosis occurred at the second division in *Lachnea scutellata*. The view that the function of the third division is to afford an opportunity for the double reduction of a tetraploid zygote meets with difficulty if double reduction can be as easily achieved in two divisions. On the other hand, it is possible that two bisexual ascospores could not be produced merely by association of the four nuclei following the second division. In the production of bisexual ascospores DODGE (1927) showed that the two asters are always oriented side by side. Following a conjugate (third) division the two asters would invariably be oriented side by side. But this would not necessarily be the case if the four nuclei produced by the second division moved close to each other under the influence of attractional forces.

SUMMARY

An unusual ascus of *N. crassa* containing four bisexual and four akaryotic spores was discovered. The bisexual heterokaryons were analyzed. The data suggest that these spores were produced by and association of nuclei after the second division, followed by a third conjugate division. The function of the third division is discussed.

LITERATURE CITED

- DODGE, B. O. 1927. Nuclear phenomena associated with heterothallism and homothallism in the ascomycete *Neurospora*. Jour. Agr. Res. 35: 289—305.
- GWYNNE-VAUGHAN, H. C. L., and H. S. WILLIAMSON. 1932. The cytology and development of *Ascobolus Magnificus*. Ann. Bot. 46: 653—670.
- ——— 1933. The asci of *Lachnea scutellata*. Ann. Bot. 47: 375—383.
- LINDEGREN, CARL C. 1932a. The genetics of *Neurospora*. I. The inheritance of response to heat-treatment. Bull. Torrey Club 59: 85—102.
- ——— 1934. The genetics of *Neurospora*. IV. The inheritance of *tan* versus *normal*. Am. Jour. Bot. 21: 55—65.
- MOREAU, FERNAND and Mlle. C. MORUZI. 1932. Sur les caractères des souches issues de quelques spores de grande taille chez les Ascomycètes du genre *Neurospora*. Comptes Rendus des Séances de la Soc. de Biologie. 111: 266—268.

A REMARKABLE CROSS IN *MUS MUSCULUS*

by

A. B. DROOGLEEVER FORTUYN

Department of Anatomy, Peiping Union Medical College,
Peiping (Peking), China

(Received for publication February 12th, 1934)

With 19 tables

The problem of life gradually becomes more complicated, the more it is being studied. This implies that its analysis will have to embrace more details. It is to be anticipated that growth problems can not be solved merely by applying the means used at present, and that they will demand a thorough knowledge of the action of the genes involved. The results obtained in this present study may serve to prepare the way for such a conception. In themselves these results are not yet important, but they show the number of factors involved in a problem of more general interest, namely, the growth of the tail in a mammal.

The mice used for this experiment are albino *Mus musculus* which were imported from the United States of America (FORTUYN, 1928). Those designated as HTM are all descendants of a single pair, sister and brother, who themselves had six generations, inbred brother by sister, preceding them. The mice indicated by ELTM are the offspring of a sister and brother, who themselves had three generations, inbred brother by sister, before them. They are a special branch of the strain LTM about which there have been earlier reports (FORTUYN, 1928, 1931*a* and *b*).

Although all mice are white, yet it appeared from suitable test matings that they have different genes for pigmentation. All HTM mice have the gene for brown (chocolate) but they lack the color factor and are therefore white. Among the ELTM-mice, some were

found to possess the gene for black, others for agouti. In regard to the genes for color, HTM, the more inbred strain, appears more pure than ELTM. Tested for the gene for eye color all mice showed the gene for dark-eye, although, on account of the absence of all pigmentation, the eyes of HTM as well as those of ELTM are pink.

In crossing the two strains, special attention was given to three quantitative characters: the number of tailrings, of tail vertebrae and of millimeters tail length. Other differences between them were noticed during the experiment and were studied in the second place.

THE NUMBER OF TAILRINGS

a. *The parental strains*

The number of tailrings was counted after death in the first 225 HTM-mice which died or had to be killed, in order to make room for others. Among them, 136 were male and 89 female (Table I). These figures do not represent the sex ratio at any age, but serve as an indication of the fact that the males were killed at an earlier age than the females, because generally, a male was killed when its mate was obviously pregnant, whereas a female was preserved to raise her litter to the age of one month.

In the 89 female HTM the average number of tailrings was 203.71 ± 0.58 ¹⁾, in the 136 male mice, it was 202.15 ± 0.54 . As there is no significant sex difference, the figures for the males and females may be combined and the average number of tailrings for HTM considered as being 202.78 ± 0.39 .

Tailrings were also counted in the first 225 ELTM-mice after death. Among them were 130 males and 95 females, again a greater number of males, because they were killed at a younger age. In the 95 females, the average number of tailrings was 149.96 ± 0.51 , in the 130 males it was 149.20 ± 0.52 . As there is no significant sex difference, the figures for males and females may be combined and the average number of tailrings for ELTM stated to be 149.52 ± 0.37 .

It will be noted that the averages recorded for both strains deviate greatly. There is a wide gap between the two strains, for the highest

¹⁾ The error given is always the mean error.

number of tailrings found in ELTM was 173, whereas the lowest number recorded in HTM was 188. If the single ELTM mouse with 173 tailrings is omitted, the gap becomes even wider, namely from 164 to 188 rings, and almost in perfect conformity with the difference between the strains HTM and LTM, as recorded before (FORTUYN, 1931a). Nevertheless, the average number of tailrings in HTM is lower than before when it was 216.25 ± 0.56 . This is due to the fact that the HTM-mice used for this experiment belong to a special, more highly inbred branch of the strain, not very closely related to those parts of it studied before. The equalizing effect of inbreeding is shown by the fact that the coefficient of variation v , decreased from 4.44 in the HTM-strain in its mixed condition (FORTUYN, 1931a) to 2.95 ± 0.13 in the inbred branch used here.

ELTM is a special branch of the LTM-strain, selected for its low fecundity. It has a somewhat higher average number of tailrings than the original LTM-strain (149.52 ± 0.37 against 143.19 ± 0.76 (FORTUYN, 1931a)) and the effect of inbreeding is evident by the low coefficient of variation which in ELTM is 3.75 ± 0.17 against 5.62 in LTM.

b. *The hybrid generation (F_1)*

In a previous case in which mice with different numbers of tailrings were crossed, a difference between the reciprocal hybrids was noted (FORTUYN, 1931c). Therefore, in the present experiment the reciprocal hybrids were also counted separately.

In agreement with the common practice of mentioning first the mother of the hybrid, all F_1 hybrids with HTM as mother and ELTM as father, are called H/EL, whereas EL/H designates a hybrid with an ELTM mother and a HTM father.

In H/EL as well as in EL/H there are two groups of mice, a small one used for the F_2 generation and killed at various ages and a large one, killed when six weeks old.

In 44 female H/EL of various ages, the average number of tailrings was 193.59 ± 0.80 and in 64 males 192.01 ± 0.55 . As there is no significant sex difference, the figures may be combined and the number of tailrings of H/EL of various ages stated to be 192.64 ± 0.47 .

In 62 female EL/H of various ages, the average number of tailrings was 190.82 ± 0.91 and in 54 males 190.64 ± 0.68 . There is again no sex difference and the figures for male and female may be combined. This gives an average number of tailrings for 116 EL/H of various ages of 190.74 ± 0.58 .

Between H/EL and EL/H no significant reciprocal difference is found in the number of tailrings, neither in the female, nor in the male, nor in both combined.

If the hybrids of the F_1 generation are compared with the parent strains, it is evident that they are intermediate, though nearer to the parent with the high number of tailrings. This finding is in agreement with the results obtained by GATES (1926) and, in one instance, with my own (FORTUYN, 1931c).

The coefficient of variation is of the same order as in the parental strains (see Table I).

Since the lowest number of tailrings observed in a hybrid (175 in EL/H) is slightly higher than the highest number observed in ELTM (173), there is no overlapping between the hybrids and the lowest parental strain. This will prove to be important in connection with conditions existing in F_2 .

The results shown by H/EL and EL/H of various ages differ somewhat from those obtained in the larger groups of such mice killed on the 43rd day after birth.

In 110 female H/EL of the 43rd day the average number of tailrings was found to be 190.43 ± 0.46 , whereas in 116 males it was 188.20 ± 0.46 . The sex difference here is 2.23 ± 0.65 and therefore significant. A similar significant sex difference is found in EL/H. Here 110 female EL/H of the 43rd day showed an average number of tailrings of 189.30 ± 0.55 and 119 males an average of 185.86 ± 0.51 . This gives a sex difference of 3.44 ± 0.75 tailrings.

A reciprocal difference is found in the male sex, but not in the female. It amounts to 2.34 ± 0.68 tailrings.

The reciprocal and sex differences and their inconstancy constitute problems, the solution of which will not be attempted, because insufficient information in regard to the influence of the number of tail vertebrae and the tail length prevents this.

For the present attention is drawn to the fact that there also exists a difference between the number of tailrings in the hybrids of the

43rd day and the older ones. In H/EL as well as in EL/H, and in both sexes, the older mice have about 3 tailrings more, and with the exception of female EL/H, significant differences are found. The 43rd day was chosen to kill the younger group, because the mice are sexually mature at that time, and because it was believed that the number of tailrings would not increase after that day (cf. FORTUYN, 1931a, p. 162). This assumption, however, has now been shown to be incorrect. Apparently, as body weight (FORTUYN, 1931b) and tail length (p. 331) are known to increase considerably after the age of six weeks, the tail and especially the tailtip, while growing, may have its scales arranged in a number of rows which gradually increases. However, it has also to be borne in mind that, on account of irregularities, the number of tailrings of a given mouse can never be stated with absolute accuracy (FORTUYN, 1928).

The lowest number of tailrings found in any hybrid of the 43rd day is 173, which also is the highest number ever found in ELTM. It therefore remains true that there practically is no overlapping between the two.

The coefficient of variation is of the same order in the hybrids of various ages and those of the 43rd day.

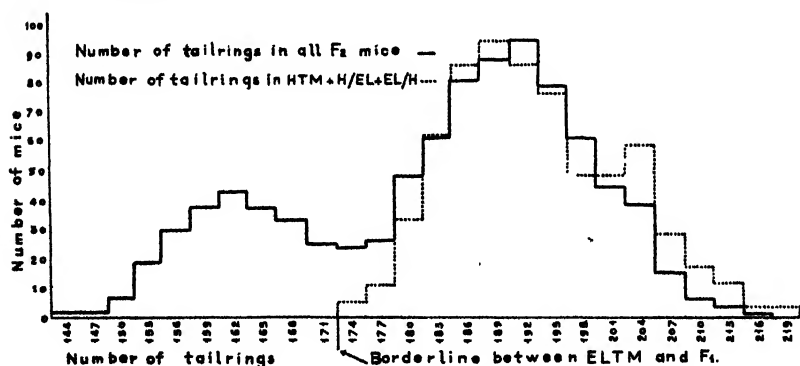
c. *The F₂ generation*

In order to be able to distinguish reciprocal differences, the F₂ generation has been bred in four groups. Two of these had H/EL mice as mothers and H/EL and EL/H mice respectively as fathers. The other two had EL/H mice as mothers and H/EL or EL/H mice as fathers. These four groups may therefore be designated as $\frac{H/EL}{H/EL}$,

$\frac{H/EL}{EL/H}$, $\frac{EL/H}{H/EL}$ and $\frac{EL/H}{EL/H}$. In breeding care was taken to use the same mothers for groups one and two and also for groups three and four and to use the same mice as fathers for groups one and three and also for two and four. Moreover, H/EL and EL/H were sometimes used for the first and in other cases for the second litter, both as fathers and as mothers. In this way all groups became as directly comparable as possible.

All mice of the F₂ generation were killed on the 43rd day which excludes differences due to age.

As demonstrated by Table II the average number of tailrings shows neither sex differences, nor reciprocal differences. It is around 183 tailrings and lower than the lowest figure for any group of the F_1 generation of the same age (Table I). It is striking that the lowest number of tailrings found in F_2 is 145 against 173 in F_1 . In connection with this the coefficient of variation in F_2 is considerably higher than in F_1 . In round figures it is 3 in F_1 and 8 in F_2 . It is obvious that the material shows segregation, and when the variation curves of the 8 groups in Table II are studied, it appears that none of them is symmetrical, whereas the curves in the parental strains and in F_1 are symmetrical. The F_2 curves also tend to be bimodal. This is even better shown by Figure 1, a graph based on all F_2 mice, which is typically bimodal. Bearing in mind that the number of 173 tailrings is the borderline between ELTM and F_1 , Figure 1 even suggests a case of segregation in a Mendelian monohybrid.



In case of a Mendelian monohybrid, 25% of the mice in F_2 would be expected to be ELTM and to have a number of tailrings below 173. In reality, these percentages are for $\frac{H/EL}{H/EL}$ $28.94 \pm 3.00\%$, for $\frac{H/EL}{EL/H}$ $23.58 \pm 2.80\%$, for $\frac{EL/H}{H/EL}$ $26.54 \pm 2.93\%$ and for $\frac{EL/H}{EL/H}$ $25.87 \pm 2.90\%$. For all mice in F_2 this percentage is $26.23 \pm 1.45\%$. The agreement with the expected figure is good enough to warrant further investigation.

In the first place, the number of tailrings in the low group should be calculated. There are altogether 95 female mice in F_2 with less

than 173 tailrings and the average number of their tailrings is 161.58 ± 0.58 . For the corresponding 144 males this average is 161.87 ± 0.52 . The standard deviations, namely, ± 5.70 for the females and ± 6.27 for the males, agree rather well with the values found for the pure ELTM strain and the same is true for the coefficients of variation 3.52 ± 0.25 in the female and 3.87 ± 0.22 in the male sex. However, the whole curve has moved about 12 rings to the high extreme. The low extreme, 134 in ELTM, is 145 in the F_2 mice. The average, nearly 150 rings in ELTM, is almost 162 in F_2 and the high extreme, 164 in ELTM with the exception of one animal, is assumed to be 172 in F_2 . This shift may very well be explained by the fact that the genes responsible for the number of tailrings are in a different genetical environment in ELTM and in F_2 , which is to say that as the parent strains differ in a large number of genes segregating in F_2 independently from the genes which express themselves in the number of tailrings, the tailring genes are combined with a different set of other genes in ELTM and in F_2 . Apparently, under their influence, the number of tailrings is increased.

A remarkable fact for which no explanation could be found is that among 239 F_2 mice, with less than 173 tailrings, only 95 were female and 144 male. Expressed in percentages, there are $39.75 \pm 3.19\%$ females and $60.25 \pm 3.16\%$ males. The difference between these two percentages is $20.50 \pm 4.47\%$ and therefore significant. The sexes are not equally represented in this group of mice. The latter finding has never been met with in any other group of mice used for these experiments. In ELTM with which this group has to be compared in the first place, 152 females and 187 males were found among all 339 ELTM mice used for this study. Here the percentage of the males amounts to $55.16 \pm 2.70\%$ which does not differ significantly from 50%.

If we are dealing with a monohybrid, the F_2 mice with more than 172 tailrings should represent for one third pure HTM-mice and for two thirds hybrids. For this reason they should be comparable to the combined groups of HTM, H/EL and EL/H.

HTM, H/EL and EL/H together have 309 females with an average number of 193.82 ± 0.47 tailrings, whereas 271 males have 192.53 ± 0.47 tailrings. The average number of tailrings for all F_2 mice with more than 172 rings is 191.22 ± 0.50 for the female and $190.42 \pm$

0.41 for the male sex. Although the figures for F_2 are significantly lower (about 2 tailrings), yet they correspond quite well and the same is true for the standard deviations and the coefficients of variation as shown in Table III. Figure I moreover shows the close proximity of the curves.

The conclusion reached is that the cross between HTM and ELTM behaves as a Mendelian monohybrid as far as the number of tailrings is concerned. This conclusion has been verified in F_3 .

d. *The F_3 generation*

Only four F_2 mice were used to produce the F_3 generation, two females which after death appeared to have 154 and 194 tailrings and two males with 159 and 165 tailrings. If the assumption that HTM and ELTM produce a monohybrid in regard to the number of tailrings is correct, both males and the female with 154 tailrings should be pure ELTM, whereas the female with 194 tailrings might either be a hybrid or a pure HTM. The female with 154 tailrings had a litter of 8 with one male and of 9 with the other. All of the 17 young which were killed on the 43rd day had a number of tailrings between 152 and 164. The female with 194 tailrings had with the same two males litters of 5 and 9 young respectively and of these 14 young, killed on the 43rd day, 9 had a number of tailrings between 156 and 172 and 4 had railrings from 186 to 197. The second female therefore proved to be a hybrid.

Although raised on a small scale, the F_3 generation completely supports the conclusion reached before, namely that HTM and ELTM differ in one gene in regard to the number of tailrings.

THE NUMBER OF TAIL VERTEBRAE

a. *The parental strains*

After the number of tailrings had been recorded, the tail of the mouse was cut and skinned, at the number of its vertebrae determined with the aid of a hand-lens. Whenever the knife has passed through the body of a vertebra, it was counted as the first one. The number of tail vertebrae belonging to the naked part of the tail which

bears the rings of scales is one less than the number recorded here. In other words, in cutting the tail, a short piece covered with hairy skin was left with the otherwise naked tail.

In the HTM-mice only 26 or 27 tail vertebrae were found with the exception of one male, which had 25 vertebrae (Table IV). In 89 females the average number was 26.51 ± 0.05 and in 135 males it was 26.47 ± 0.04 . There is no sex difference and, indeed, the anatomical differences of the adjacent parts of the body in the two sexes do not necessitate a different method of cutting the tail, which without any special effort is done in a remarkably uniform manner. If the two sexes are combined, the number of tail vertebrae is found to be 26.49 ± 0.03 . For standard deviations and coefficients of correlation, the reader is referred to Table IV.

In ELTM the range of variability in the number of tail vertebrae is much wider than in HTM, as 22 to 26 vertebrae were counted. In 95 females the average number was 23.88 ± 0.07 and in 130 males it was 23.91 ± 0.06 . Again no sex difference is found, and the average number of tail vertebrae for ELTM may be stated to be 23.90 ± 0.04 . As shown by Table IV, HTM and ELTM overlap only slightly.

b. *The hybrid generation (F_1)*

In this generation we again meet the two groups of mice, which are killed on the 43rd day and at various other ages respectively. The average number of tail vertebrae is intermediate between the parent strains, although decidedly nearer to the high parent, HTM (Table IV). The remarkable fact is that there now is a sex difference, while such could not be found in the parent strains. The female has a higher average number of tail vertebrae than the male. There exists a significant sex difference of 0.38 ± 0.12 between female and male H/EL of various ages and almost a significant difference, namely 0.34 ± 0.12 , in EL/H of various ages. In the hybrids, which were killed when six weeks old, there is a considerable significant difference in H/EL (0.44 ± 0.08) and a non-significant difference of 0.20 ± 0.08 in EL/H. The female EL/H of the 43rd day, however, have an abnormally low average number of tail vertebrae. If all F_1 mice are combined, a very significant sex difference in the average number of tail vertebrae is found (0.33 ± 0.05).

c. *The F₂ generation*

Although no simple Mendelian segregation occurs in the F₂ generation, yet the increased coefficient of variation (Table V) is an indication that such a segregation takes place somehow. In two of the four groups of F₂ mice a significant sex difference is found ($\frac{H/EL}{H/EL}$ and $\frac{H/EL}{EL/H}$), but in the other two groups ($\frac{EL/H}{H/EL}$ and $\frac{EL/H}{EL/H}$) the sex difference is not significant. However, if all F₂ mice are combined, again a considerably significant sex difference of 0.26 ± 0.05 is reached.

In the chapter dealing with tailrings, it was stated that in F₂ 25% of the mice had less than 173 tailrings, and should be considered as pure ELTM in this respect. If the number of tail vertebrae is computed for this group (Table V), again a sex difference of 0.29 ± 0.10 is found. As the parental strain ELTM shows no sex difference in regard to the number of tail vertebrae, the mice with less than 173 tailrings in F₂ are not in all respects similar to the ELTM parents. The sex difference in F₁ and F₂ is very peculiar, because in general it seems to be absent in the mouse (see p. 341).

THE TAIL LENGTH

It was evident from the beginning that the problem of tail length would be more difficult to deal with than either that of the number of tailrings or of tail vertebrae, since the tail length increases with age. The assumption was that after the age of six weeks neither the number of tail vertebrae nor that of tailrings would increase. Indeed, Table IV shows that there is no difference in the number of tail vertebrae between H/EL or EL/H mice of the 43rd day and those of various ages, that is to say, mice much older than 43 days. Referring to the number of tailrings in these groups as given in Table I, one will note that the older mice appear to have a slightly higher number of tailrings. As stated before, the number of tailrings can never be counted with absolute accuracy, and I have the impression that, especially at the tailtip, the single rings are more clearly defined in the longer tails of older mice than in the shorter ones of animals

six weeks old. The increase with age in the average number of tailrings, however, is not important.

The tail length, on the other hand, not only continues to increase considerably with age after the first six weeks, but also, in connection with the body weight, shows a sexual difference, and moreover, is affected by the temperature of the environment as SUMNER (1909) stated first, and as will also appear from my own investigations.

a. The parental strains

In the same mice which were used in determining the number of tailrings and tail vertebrae, the tail length was measured in millimeters. The measurements only included that part of the tail which is covered by scales and where rings are found.

In 89 female HTM-mice of various ages (Table VI) the average tail length was 84.29 ± 0.51 mm and in 136 males it was 85.18 ± 0.41 . In 95 female ELTM-mice of various ages, the average tail length was only 78.49 ± 0.43 mm and in 130 males it was found to be 78.27 ± 0.44 . From this, it would appear that the two parental strains differed approximately 10% in tail length, a figure corresponding fairly well with the difference in the average number of tail vertebrae, but not at all with that of the average number of tailrings. Soon after the beginning of the experiment, it was realized that no results could be obtained by measuring the tail of these mice only at the time of their death, that is, at various ages. Since, of course, it is quite feasible to measure the tail of a living mouse, measurements of the tail of every mouse of the two parental strains were then made twice, once at the age of six weeks, and once at the time of its death. The groups of mice measured on the 43rd day and at the time of death are of approximately equal numerical strength, but they are not wholly composed of the same individuals, although a number of mice belong to each of the two groups.

As shown by Table VI, when six weeks old, 97 female HTM-mice had an average tail length of 72.57 ± 0.50 mm, whereas 130 males had one of 75.76 ± 0.40 mm. Naturally, these figures are lower than those of HTM-mice of various ages, and older than six weeks. When they are all of the same age, the mice also show a sex difference. In the HTM-mice of six weeks this difference is 3.19 ± 0.64 and therefore

significant, the male having the longer tail. This is in agreement with the fact that in HTM at the age of six weeks there is a difference in average body weight to the amount of 2.07 ± 0.20 grams, the male weighing at that time 17.53 ± 0.15 grams and the female 15.46 ± 0.14 (FORTUYN 1931b, Table III).

In 103 female ELTM-mice, six weeks old, the average tail length was 64.34 ± 0.67 mm and in 120 males it was 66.95 ± 0.63 mm. The sex difference here is only 2.61 ± 0.91 mm and therefore not exactly significant. The actual difference in body weight at that age is not known, but in ELTM, as in all mice, the male gives the impression of being heavier.

At the age of six weeks HTM and ELTM show a difference in the average tail length of 8.23 ± 0.83 mm in the female sex, and of 8.81 ± 0.74 mm in the male sex. This leads to the conclusion that HTM has a decidedly longer tail.

As the difference in tail length between HTM and ELTM is of approximately the same order as the difference in the number of tail vertebrae, the question arose as to whether the number of tail vertebrae may have a direct influence upon the tail length. If so, one would expect to find a different tail length in HTM mice with 26 and with 27 vertebrae, the only two numbers of vertebrae occurring in this strain. This, however, is not the case. In a certain number of mice, the tail length of which had been recorded when living on the 43rd day, the number of tail vertebrae was noted at the time of death. 30 male HTM with 27 vertebrae had an average tail length of 76.33 ± 0.95 mm, whereas the same for 25 male HTM with 26 vertebrae was 75.47 ± 0.99 . No significant difference was found, and in the female sex the mice with 26 vertebrae even had longer tails than those with 27 vertebrae. In 31 female HTM with 27 vertebrae the average tail length was 74.29 ± 1.01 and in 20 female HTM with 26 vertebrae it was 74.89 ± 0.77 .

b. *The hybrid generation (F_1)*

Since, on account of the growth of the tail, it is futile to compare mice which are not of the same age, only mice of the age of six weeks will be studied in the hybrid generation. As shown by Table VI, 110 female H/EL of the 43rd day had an average tail length of $78.70 \pm$

0.37 mm, 116 male H/EL one of 79.04 ± 0.42 mm, 110 female EL/H one of 75.06 ± 0.47 mm and 119 male EL/H one of 76.77 ± 0.50 mm.

Although the tail length of the males is somewhat greater than that of the females, a sex difference can hardly be said to exist in F_1 . In H/EL the sexes differ very little, in EL/H a sex difference of 1.71 ± 0.68 is found, which is not yet significant.

In H/EL as well as in EL/H, and in both sexes, the average tail length surpasses not only the average tail length of the parent strain with the short tail, ELTM, but also that of HTM, the parent with the long tail. Although the meaning of the word is not well defined, one might call this a case of heterosis of which we shall find another example later (p. 340). It seems as if heterosis has obscured the sex difference usually present in mice, and one certainly cannot speak of the dominance of one of the parental types.

When the reciprocal hybrids, H/EL and EL/H, are compared, a striking difference in average tail length is observed in both sexes. In the females the average tail length in H/EL exceeds the one in EL/H by 3.64 ± 0.59 mm, and in the males by 2.27 ± 0.65 . Both these differences have statistical significance. This reciprocal difference will be explained in a special chapter (p. 334).

c. *The F_2 generation*

Table VII gives information about the F_2 generation, which is composed of mice killed on the 43rd day. If all females and all males are taken together, an almost significant sex difference of 0.89 ± 0.33 mm is found, and in these groups the coefficient of variation is higher than in F_1 , which would suggest Mendelian segregation, but neither the low nor the high extreme of the two parent strains is reached. In the four different groups which together constitute the F_2 generation, the male always has a longer tail than the female, but the difference is never quite significant. Between some of the groups significant differences are found. The average tail length of $\frac{EL/H}{H/EL}$ differs in both

sexes from the one in $\frac{H/EL}{EL/H}$, the difference in the female sex being 3.45 ± 0.82 mm, and in the male sex 3.05 ± 0.69 mm. As the other two groups have even longer tails, in comparison to them more sig-

nificant differences would be found. Another significant difference is found to exist between the male $\frac{EL/H}{EL/H}$ and $\frac{H/EL}{H/EL}$. The average tail length of the first group is 1.98 ± 0.60 mm longer. The nature of these reciprocal differences will be studied after the reciprocal difference in F_1 has been considered.

THE DIFFERENCE IN TAIL LENGTH BETWEEN THE RECIPROCAL HYBRIDS

In dealing with the tail length, a difference between the reciprocal hybrids H/EL and EL/H was noted in each sex. All mice compared were of the same sex and age (43rd day). It had already been noticed before that it took a much shorter time to breed the required number of approximately 225 H/EL mice than to breed 225 EL/H, due to the fact that ELTM mothers had smaller litters than HTM mothers. In both cases the same system of breeding was followed, and it was attempted to raise the two groups of reciprocal hybrids in the shortest possible time. In all cases females were mated for the first time when six weeks old. They were allowed to raise their litters up to an age of one month, after which they were immediately mated for their second litter. Of the first two litters only one was a litter of hybrids, the other one being one of the pure parent strain, but some times the hybrid litter was the first, and then again, it was the second one. Care was taken to obtain about equal numbers of hybrid litters as first and as second litters.

Although breeding of EL/H started in March 1931, and breeding of H/EL in April 1931, yet 226 H/EL-mice were born before October 1931, whereas in order to obtain 226 EL/H-mice, the breeding of the latter had to be continued until the middle of June 1932.

All H/EL were born during the months from April to September and therefore in the half year when the weather is warm. The EL/H-mice were born all the year round for a period of nearly one year and four months. All mice were kept in the same room which was heated during the cold season. The temperature went up and down with the season, and especially in the hot summer time, temperatures were reached such as never occurred during the winter.

From the work of SUMNER (1909) it is known that the tail of *Mus musculus* increases in length with increasing temperature, and it was

therefore indicated to eliminate in the computations the difference in season of birth between H/EL and EL/H, in order to discover whether in doing so the difference in tail length might disappear.

Of the female EL/H, 39 mice were born during the months from April to September inclusive, and therefore in the same season as the H/EL mice. Their average tail length on the 43rd day appeared to be 78.43 ± 0.57 mm and therefore nearly exactly the same as the average tail length in the female H/EL which was found to be 78.70 ± 0.37 . Of the male EL/H-mice, 50 were born during the months April to September inclusive. Their average tail length on the 43rd day appeared to be 79.63 ± 0.68 mm and therefore not different from the tail length in H/EL, which is 79.04 ± 0.42 mm.

The reciprocal difference between H/EL and EL/H is sufficiently explained by the difference in the season of birth which on account of its temperature affects the length of the tail.

In view of the previous result, the correlation between the month of birth and the tail length was calculated in EL/H mice, the only group which had been raised all the year round. Tables VIII and IX were prepared with this in view, one for each sex, since the tail length in the two sexes differs. In regard to the temperature in Peiping, the whole year may be divided into six groups of two months with approximately the same temperature. These groups are: January/December, February/November, March/October, April/September, May/August and June/July, ranging from cold to hot. If these groups are given, for the sake of computation, the arbitrary values 1 to 6, a marked correlation appears to exist between the month of birth and the tail length. The coefficient of correlation, r , is 0.53 ± 0.06 in the female sex, and 0.49 ± 0.06 in the male sex. This means that there is a considerable positive correlation between the month of birth, as arranged according to the temperature prevailing in it, and the tail length. No such correlation could be found between the month of birth and the number of tail vertebrae (see p. 341).

THE DIFFERENCE IN TAIL LENGTH BETWEEN THE VARIOUS GROUPS OF F_2

If a difference in the season of birth is able to explain the difference in tail length between H/EL and EL/H, it might also explain the

various reciprocal differences existing in the groups constituting F_2 . Let us try to apply it in the first place to the difference in tail length between male $\frac{EL/H}{EL/H}$ and male $\frac{H/EL}{H/EL}$. As stated before (p. 334), the difference here is 1.98 ± 0.60 mm. The $\frac{EL/H}{EL/H}$ group was born between the 10th of December, 1930, and the 11th of April, 1931; the $\frac{H/EL}{H/EL}$ group between the 4th of December, 1930, and the 29th of April, 1931. The two groups as such do not differ in the season of their birth. However, the study of EL/H (see correlation Tables VIII and IX) shows that the tail length changes with the temperature from month to month. If one pays attention to the month of birth of the male $\frac{EL/H}{EL/H}$ and $\frac{H/EL}{H/EL}$, information will be gained such as given in Table X.

The main difference between $\frac{EL/H}{EL/H}$ and $\frac{H/EL}{H/EL}$ lies in the fact that many more $\frac{EL/H}{EL/H}$ are born in April, the month which is already considered to belong to the warm half year, and many more $\frac{H/EL}{H/EL}$ in the coldest months, namely, December and January. This fact explains why the tails of $\frac{EL/H}{EL/H}$ -mice are longer.

The explanation given for the difference in tail length of the male sex confronts us with a new problem, namely, the absence of such a difference in the female sex. It is true that the tail in the female $\frac{EL/H}{EL/H}$ is a little longer than in the female $\frac{H/EL}{H/EL}$, but it is not significantly so although Table X shows that there is a similar difference in the month of birth as there is in the male sex.

In order to explain this, it is necessary to return to the F_1 generation, where the difference in season of birth is not the only difference known to exist between H/EL and EL/H .

THE DIFFERENCE IN THE SIZE OF THE LITTER BETWEEN THE RECIPROCAL HYBRIDS

In agreement with a difference in litter size between the parent strains, which will be dealt with later (p. 339), a difference in size between H/EL and EL/H litters was noticed. Generally speaking, in this paper the term „litter size” refers to the size of the litter as observed when one month old, at the time when the young mice were separated from the mother and the sexes from each other. In the case of H/EL and EL/H litters, the sexes often were not separated before the age of six weeks, but since no deaths occurred between the ages of one month and six weeks, the litter size did not change during that time. The mother never lived with the young after the first month. The size of the litter at birth cannot be ascertained reliably and certainly differs considerably from that at the age of one month.

The 226 H/EL-mice, the tail of which was measured on the 43rd day, belonged to 32 litters the size of which varied as shown by Table XI. The 229 ELH/-mice, the tail of which was measured on the 43rd day, belonged to 47 litters the size of which is also shown by Table XI. It appears that the average litter size for H/EL is 7.09 ± 0.28 and for EL/H only 4.89 ± 0.28 . Therefore, there is a significant difference of 2.20 ± 0.39 young per litter.

THE INFLUENCE OF LITTER SIZE UPON THE TAIL LENGTH

Is it possible that this difference affects the length of the tail? Yes, for the length of the tail depends upon the temperature and the temperature in a large litter will be higher than in a small one. In order to test this, the following two correlation tables for litter size and tail length were prepared. (Tables XII and XIII).

The coefficient of correlation, r , for the male EL/H appears to be 0.17 ± 0.08 and for the female EL/H only 0.10 ± 0.09 . As the corresponding coefficients for H/EL promised to be still lower, they have not been computed.

Due to the much stronger influence of the month of birth, the influence of litter size upon the tail length does not show very well. For this reason, a special experiment was made in order to show the influence of litter size upon tail length (FORTUYN 1932*b*).

One day after birth, the number of young in a certain number of H/EL litters was artificially reduced to either 6 or 2. (EL/H litters could not be used for such an experiment, because no sufficiently large litters would have been available). In order to have two groups of the same size, three times as many litters were reduced to two as there were reduced to six. All litters of 6 were born between the 28th of October, 1931, and the 12th of April 1932; all litters of 2 were born between the 1st of November, 1931 and the 26th of April 1932. All young, therefore lived in the same season. Moreover, they lived in the same room in jars of the same sized placed next to one another, the two groups mixed. One month after the birth of the young, the mother was taken out of the jar, but the young remained together in groups of 2 or 6 until the 43rd day. Then they were killed and the length of the tail measured.

Eight litters of 6, and twenty-four litters of 2 produced two groups of 47 mice each, for in each group one tail lacked its tip. The litters of 6 contained 19 females and 28 males, those of 2, 21 females and 26 males. As the proportion between males and females was nearly the same and as no sex difference in tail length has been found in other groups of H/EL-mice, the two sexes were combined in the computations. Table XIV shows the variation of the tail length in the two groups.

The average tail length in the young of litters of 6 is 78.25 ± 0.29 mm, that in young of litters of 2 is 75.53 ± 0.50 mm. Therefore, there is a significant difference of 2.72 ± 0.57 mm.

The tail length in mice depends upon the month of birth and upon the size of the litter in which they are born, as each of the two has influence upon the temperature in which the mice grow up. It is clear that an actual study of the inheritance of tail length cannot be undertaken without taking these two factors into account and also without registering the temperature. The cross reported in this paper is therefore not suitable for the study of the inheritance of tail length, although it has been useful in proving this point. No attempt will be made to explain the reciprocal differences in F_2 .

THE LITTER SIZE IN VARIOUS GROUPS

The difference in litter size between the reciprocal hybrids found in

F_1 induces the study of the litter size in the cross reported here, much in the same way as the number of tailrings and vertebrae, and the tail length have been studied.

In order to have as strictly comparable material as possible, breeding was carried out in such a way that every female was mated twice, once with a male of her own race, and the other time with a male of the other race. In 32 case the first litter was of the pure race and the second litter hybrid, in 32 other cases the reverse was true. Some of these litters died completely before the age of one month, especially when the mother was ELTM. The female was almost always mated for the first litter at the age of six weeks, and for the second on the day of death of the first litter, or when the latter was one month old.

Table XV gives the records for the individual mothers. Even a superficial inspection reveals a few things. HTM mothers raise nearly all their litters to an age of one month. ELTM mothers fail to do so in nearly one half of all cases. The general rule, that the second litter in mice is larger than the first, is followed by HTM where the average for the first pure litter is 5.00 ± 0.43 and for the second 5.68 ± 0.42 . The difference, however, is not significant. In ELTM the average for the first pure litter (2.31 ± 0.43) is higher than for the second (1.75 ± 0.39), but the large number of litters, which are a total loss, make the figures not very reliable. In both first and second litters HTM is more fertile than ELTM. For the first litter the difference is 2.69 ± 0.60 and for the second even 3.93 ± 0.57 . It should also be noted that the number of young in a single litter reaches 11 in HTM, whereas in ELTM it does not go beyond 7. The same ELTM mothers which had first litters of 2.31 ± 0.43 young with an ELTM father, raised second litters of on the average 4.18 ± 0.36 young when HTM was the father. And on the other hand the same ELTM mothers which had raised 4.00 ± 0.50 young in their first, hybrid litter, only raised 1.75 ± 0.39 young in their second litter sired by ELTM. The influence of the father upon the size of the litter is unmistakable, the differences being 1.87 ± 0.56 and 2.25 ± 0.63 , respectively. These differences point to a greater vitality in the hybrid young than in the pure ELTM-mice. This might be ascribed to a hypothetical greater strength of the HTM strain, but the HTM mothers show that this explanation is not correct.

The same HTM mothers which raised a first litter of 5.00 ± 0.43 young on the average with HTM as the father, raised 6.65 ± 0.41 young in their second litter sired by ELTM. This gives an almost significant difference of 1.65 ± 0.59 . In the reverse case, where the first litter was hybrid and the second pure HTM, the average number of young of the first litter was slightly higher than that of the second litter (5.78 ± 0.49 against 5.68 ± 0.42), an uncommon phenomenon in general and certainly here, where one might expect that the ELTM father would reduce the number of young.

The conclusion seems justified that we are dealing with a case of heterosis or hybrid vigor, because the hybrid young show greater vitality than either of the parent strains, as expressed by the number of young surviving to the age of one month (FORTUYN, 1932a).

In this connection, it is interesting to note the litter size at the age of one month in the hybrids themselves. As no difference between first and second litters was observed, these were taken together in the computations. Since the mother as well as the father might either be H/EL or EL/H, there are four groups (Table XVI) for which the following average litter sizes were found: H/EL \times H/EL, 6.11 ± 0.47 ; H/EL \times EL/H, 6.39 ± 0.34 ; EL/H \times H/EL, 6.32 ± 0.38 and EL/H \times EL/H, 6.97 ± 0.39 . These figures do not differ significantly among themselves, nor are they significantly different from the highest average litter size reached in the previous generation (6.65 ± 0.41 for second litters of H \times EL). The hybrid vigor displayed by the first generation hybrids is therefore maintained by the second generation. Whether this is only due to the qualities of the young or also to those of the mothers, now hybrids themselves, remains undecided.

It is well known that fecundity often depends upon the internal secretion of the animal. In an attempt to explain the difference in litter size of HTM and ELTM, some of their endocrine glands were studied. Very soon it became clear that a difference in the size of the thyroid existed. This difference has been the subject of a special study by T. H. LIN and myself (FORTUYN and LIN, 1933) to which the reader is referred. Our main conclusions are that at least in the male sex the thyroid of ELTM is one and a half times as heavy as that of HTM. Microscopically however, the thyroid of HTM is less normal, more juvenile in some parts, more goitrous in others, than

the thyroid of ELTM. Therefore, the difference in thyroid, although interesting in itself for a more profound knowledge of these two strains, cannot be directly used to explain the difference in litter size.

THE CORRELATION BETWEEN THE MONTH OF BIRTH AND THE NUMBER OF TAIL VERTEBRAE

As a striking correlation was found between the month of birth and the tail length, it was thought that it would be of interest to compute the correlation between the month of birth and the number of tail vertebrae. As shown by Tables XVII and XVIII, in 110 female EL/H of the 43rd day, a coefficient of correlation of 0.10 ± 0.09 was found and in 119 male EL/H of the 43rd day, a negative one of -0.03 ± 0.09 . The temperature in which the mice grow up, therefore, does not affect the number of their tail vertebrae.

THE ABSENCE OF A SEX DIFFERENCE IN REGARD TO THE NUMBER OF TAIL VERTEBRAE IN VARIOUS STRAINS OF MICE

It has been stated before that in HTM and ELTM no sex difference is found in regard to the number of tail vertebrae, whereas the F_1 and F_2 generations of the cross do show it. Therefore, it is worth while to study this point in other strains of mice. For this purpose were available my strain of tame white *Mus wagneri*, WTW, (nearly the same group of mice as the one studied before (FORTUYN, 1931c) and three strains of mice bred in the Department of Genetics of the Carnegie Institution, Cold Spring Harbor, N.Y., U.S.A., from which it has been my privilege to collect material. These strains were designated as StoLi, B alb and B alb ab. They are all *Mus musculus*, the first one pink-eyed, dilute brown, the two last ones albino. Table XIX proves that in none of these four different strains a sex difference is present.

DISCUSSION

HTM and ELTM, the two strains of mice, the cross of which was studied in this article, differ in many respects, but the original intention was to study the inheritance of three quantitative differences

namely, the number of tailrings, of tail vertebrae and of millimeters tail length. It is remarkable that each of the three shows a different result. The tail length is so much under the influence of environment (temperature) that its heredity could not properly be studied, because the necessary detailed environmental precautions had not been taken. The number of tail vertebrae represents a typical case of blending inheritance, segregation in F_2 only being indicated by a higher coefficient of variation. The number of tailrings finally shows a clear case of Mendelian segregation in a monohybrid, if some peculiarities which will be explained presently are ignored.

Cases in which a quantitative character follows the law of Mendel for monohybrids are rare. Recently WRIEDT (1931) surveyed the literature on vertebrates in this respect. He found only two cases, namely, that of Sollas for a factor which reduces the size in guinea-pigs and that of WRIEDT and CHRISTIE for a factor determining the length of the bill in pigeons. WRIEDT also states the reason why the analysis of the inheritance of quantitative characters is so difficult. It is on account of the great influence of the environment upon such characters.

In organisms other than vertebrates some additional cases may be found. HARLAND (1929) in his studies on the inheritance of pollen colour in New World cottons, which varies from pale cream to rich golden yellow, found one case clearly showing the segregation of a monohybrid, whereas others showed blending inheritance. The latter is the result of modifying genes which act on the basal gene for yellow and produce a complex series of shades. In crosses between cottons of the same class, segregation usually is very sharp, owing to similar modifying factors being present in a homozygous condition in both parents.

This observation of Harland apparently also offers an explanation of my own case. Why is it that a cross between HTM and ELTM shows Mendelian inheritance of the number of tailrings, although cases of Mendelian inheritance of quantitative characters are very rare? It probably is, because HTM and ELTM were derived by selection from a common stock (FORTUYN, 1928). Although the two strains are known to differ in a number of characters (color genes, number of tail vertebrae, thyroid weight and structure, fecundity), yet they must have very many characters in common. The gene

environment (FORTUYN, 1932*b*) in which the factors determining the number of tailrings are studied is similar enough in both strains to allow Mendelian segregation to become visible. In agreement with this, no segregation whatever was found in regard to the number of tailrings in a cross between two unrelated strains, C 58 and StoLi, of the Department of Genetics of the Carnegie Institution, Cold Spring Harbor, U.S.A. (FORTUYN, 1931*c*).

The procedure which I followed in the case of the number of tailrings, namely, to search for previously unknown hereditary quantitative differences in a common stock, is unusual. It led to the detection of a case of Mendelian segregation of a quantitative character such as seldom is found. If it is allowed to combine these two facts, as would follow from the work of Harland, the conclusion would be that the numerous investigators who studied the inheritance of quantitative characters by crossing unrelated strains had no chance of observing Mendelian segregation by the extremely varying gene environment of the character studied in the various individuals of F_2 . If, however, closely related strains are crossed, as has been done by HARLAND and me, Mendelian segregation may become obvious, although not necessarily so. This is proved in my case by the number of tail vertebrae which in F_2 showed no other segregation than the one indicated by a higher coefficient of variation. Apparently such differences as were still present affected the number of tail vertebrae too much to permit Mendelian segregation to become visible.

There is only one point in which I venture to differ from Harland and other authors. It seems probable to me, that the so-called modifiers which have influence upon so many quantitative characters are not separate genes, but some of the other genes with which the genes for the quantitative character happen to be combined.

In order to clarify the relation between blending and Mendelian inheritance the following experiment might be made. One individual of a homozygous stock should be crossed with an individual differing from it in a certain quantitative character suitable for study and in an unknown number of other characters. In F_2 this would lead to blending inheritance. One of the F_1 individuals should now be back-crossed with the homozygous stock and the resulting back-cross taken as a new parent and crossed with the homozygous stock. The new F_1 generation should be allowed to give rise to a new F_2 gener-

ation. By repeating this the necessary number of times, one would obtain F_2 generations which would show Mendelian segregation gradually more clearly, until finally, by a sufficient number of backcrosses all differences between the homozygous stock and the introduced individual, with the exception of the quantitative character studied, had disappeared. Then pure Mendelian segregation would have been reached. Such an experiment would show the transition of blending into Mendelian inheritance with the increasing homogeneity of the gene environment. As the number of tailrings, by its great variability and the possible absence of overlapping of the various characters promises to be very suitable for such an experiment, preliminary work on this has already been started by me.

As has been mentioned before, even in the case of the tailrings segregation in F_2 does not lead to the appearance of exactly the same recessive form as one of the two parents had been. The average number of tailrings in this group as well as both extremes of variation were raised with 12 rings. I ascribe this also to the difference in gene environment for the segregating character between the parental and the F_2 group. In this study it already became apparent that these two differed in the proportion of the sexes and in the occurrence of a sexual difference in regard to the number of tail vertebrae. If the genes connected with these phenomena act as modifiers of the number of tailrings, it is clear that the recessive group of F_2 can not have the same characters as the recessive parent.

A similar cause must be assumed for the difference in the number of tailrings between the 75% F_2 mice with a high number of tailrings and the combined groups of the dominant parent and the two reciprocal hybrids of F_1 . As stated before, these two groups showed a difference of 2 in their average number of tailrings, but here again the tailring character has a different gene environment in the F_2 mice and in $HTM + H/EL + EL/H$.

As the same genes which are responsible for one tailring must also be responsible for all the other, the number of tailrings must be determined by the environment of those genes. This is not only true for tailrings, but for any organ in any organism occurring more than once. The number of such organs is always determined by the environment and the phenomena of regeneration are there to illustrate this. If the numerical difference between HTM and $ELTM$ in

regard to the number of tailrings is not as such represented in the gene in which these two strains differ, what then may one attribute to this gene? In search for an answer our thoughts go to the gradients of CHILD (1924). The two strains of mice may differ in one gradient or primary regional differential. With this we have reverted to the idea laid down in the first paragraph of this paper, but we have also reached the borderline between genetics and morphology, and physiology. This borderline will not be crossed in this paper. It should however be done sometime, for as CHILD (1921, p. 154) says: „Increasing knowledge concerning the physiological conditions under which hereditary potentialities are realized must teach us something concerning the physiological basis of these potentialities”.

SUMMARY

As a contribution to the study of the problem of the growth of the tail in a vertebrate a cross between two strains of mice, HTM and ELTM, was made and the F_1 and F_2 generations studied. The two strains differed in three quantitative characters, the number of tailrings, of tail vertebrae and of millimeters tail length.

The number of tailrings followed the Mendelian law of segregation for a monohybrid.

The number of tail vertebrae showed blending inheritance and the F_1 and F_2 generations displayed a sex difference such as was not present in the parental strains, nor in four other strains of mice studied in this respect.

The mode of inheritance of the tail length could not be revealed, because the necessary environmental precautions had not been taken. When differences in age and sex were excluded, it appeared that the tail length was correlated with the temperature during the month of birth and also with the size of the litter to which the mouse belonged.

In studying the litter size it became apparent that HTM and ELTM differed in this respect and also that their hybrids offered a case of heterosis. HTM and ELTM produced larger litters when sired by a male of the other strain than when sired by one of their own males and the hybrids, when mated among themselves, continued to have large litters.

No correlation was observed between the number of tail vertebrae and the tail length, nor between the former and the month of birth.

In vertebrates cases of monohybrid Mendelian segregation are very rare. That in HTM and ELTM the number of tailrings offered such a case is ascribed to the fact that both parent strains were derived by selection from a common stock. They differed in relatively few characters and this brought the Mendelian proportions to light. Such differences as still existed were held to be responsible for the difference between ELTM and the segregated recessive group of F_2 , as well as for the fact that the number of tail vertebrae did not show a similar segregation.

An experiment was outlined for a future test of the hypothesis that blending inheritance of a quantitative character may be gradually changed into Mendelian inheritance by reducing the number of hereditary differences between the two strains.

The gene for the difference in the number of tailrings between HTM and ELTM may be further investigated by studying the gradients contributing to the growth of the tail.

LITERATURE CITED

- CHILD, C. M. 1921. The origin and development of the nervous system. The University of Chicago Press, Chicago, 1—296.
- CHILD, C. M., 1924. Physiological foundations of behavior. New York, 1—330.
- FORTUYN, A. B. D., 1928. Selection of the number of tailrings in the albino *Mus musculus*. Proc. Soc. Exp. Biol. Med., **25**, 543—544.
- FORTUYN, A. B. D., 1931a. *Mus musculus* and *Mus wagneri* compared. I. The number of tailrings. Genetics, **16**, 160—167.
- FORTUYN, A. B. D., 1931b. *Mus musculus* and *Mus wagneri* compared. II. The bodyweight. Genetics, **16**, 168—174.
- FORTUYN, A. B. D., 1931c. A cross between mice with different numbers of tailrings. Genetics, **16**, 591—594.
- FORTUYN, A. B. D., 1932a. A case of hybrid vigor in the albino *Mus musculus*. Proc. Soc. Exp. Biol. Med., **29**, 784—786.
- FORTUYN, A. B. D., 1932b. Das Zusammenarbeiten von Erbllichkeit und Umgebung an einer Mäusekolonie demonstriert. The Science Quarterly of the National University of Peking, **2**, 481—491.
- FORTUYN, A. B. D., and T. H. LIN, 1933. A racial difference in thyroid in the albino *Mus musculus*. Peking Natural History Bulletin, **3**, 1—7.

- GATES, W. H , 1926 The Japanese waltzing mouse: Its origin, heredity and relation to the genetic character of other varieties of mice. Contributions to a knowledge of inheritance in mammals Pub. Carnegie Inst., **337**, 83—138.
- HARLAND, S. C., 1929. The genetics of cotton Part II The inheritance of pollen colour in New World cottons Journ Genetics, **20**, 387—399.
- SUMNER, F B., 1909. Some effects of external conditions upon the white mouse. J. Exp. Zool., **7**, 97—155.
- WRIEDT, C. ,1931. Die Vererbung quantitativer Eigenschaften bei Wirbeltieren. Zeitschr. f induktive Abstammungs- und Vererbungslehre, **57**, 211—225

TABLE I. NUMBER OF TAILRINGS IN THE P AND F₁ GENERATIONS

In this table the mice have been grouped in classes differing three tailrings, but computations of the average, etc. have been based upon the original data.

class centers for number of tailrings	♀ HTM	♂ HTM	♀ ELTM	♂ ELTM	♀ H/EL various ages	♂ H/EL various ages	♀ EL/H various ages	♂ EL/H various ages	♀ H/EL 43rd day	♂ H/EL 43rd day	♀ EL/H 43rd day	♂ EL/H 43rd day
135				1								
138			4	2								
141			5	8								
144			9	21								
147			16	38								
150			21	26								
153			20	12								
156			16	9								
159			3	6								
162			1	5								
165				1								
168												
171												
174				1			2			1	2	3
177							2			1	2	8
180						1	4	2	3	7	7	17
183					3	4	3	3	6	20	15	21
186					4	3	7	8	26	24	10	27
189		3			2	15	13	14	21	22	29	20
192	1	11			11	18	8	13	20	21	24	10
195	7	14			9	14	7	6	21	13	11	11
198	13	14			11	7	9	6	8	7	6	1
201	14	28			2	1	4	1	3		3	1
204	25	31			2	1	3	1	1		1	
207	12	16										
210	8	9										
213	7	4										
216	1	3										
219	1	3										
n	89	136	95	130	44	64	62	54	110	116	110	119
average	203.71 ±0.58	202.15 ±0.54	149.96 ±0.51	149.20 ±0.52	193.59 ±0.80	192.01 ±0.55	190.82 ±0.91	190.64 ±0.68	190.43 ±0.46	188.20 ±0.46	189.30 ±0.55	185.86 ±0.51
σ	±.552	±6.30	±5.03	±5.97	±5.37	±4.46	±7.21	±5.03	±4.89	±5.05	±5.78	±5.61
v	2.66 ±0.19	3.11 ±0.18	3.35 ±0.24	4.00 ±0.24	2.77 ±0.29	2.32 ±0.20	3.77 ±0.33	2.63 ±0.25	2.56 ±0.17	2.67 ±0.17	3.05 ±0.20	3.01 ±0.19
	all HTM		all ELTM		all H/EL of various ages		all EL/H of various ages					
n	225		225		108		116					
average	202.78±0.39		149.52±0.37		192.64±0.47		190.74±0.58					
σ	±5.99		±5.61		±4.93		±6.26					
v	2.95±0.13		3.75±0.17		2.55±0.17		3.28±0.21					

TABLE II. NUMBER OF TAILRINGS IN THE F_2 GENERATION

In this table the mice have been grouped in classes differing three tailrings, but computations of the average, etc. have been based upon the original data.

class centers for number of tailrings	$\frac{H/EL}{\text{♀}}$	$\frac{H/EL}{\text{♂}}$	$\frac{H/EL}{\text{♀}}$ $\frac{EL/H}{\text{♂}}$	$\frac{H/EL}{\text{♂}}$ $\frac{EL/H}{\text{♀}}$	$\frac{EL/H}{\text{♀}}$ $\frac{H/EL}{\text{♂}}$	$\frac{EL/H}{\text{♂}}$ $\frac{H/EL}{\text{♀}}$	$\frac{EL/H}{\text{♀}}$ $\frac{EL/H}{\text{♂}}$	$\frac{EL/H}{\text{♂}}$ $\frac{EL/H}{\text{♀}}$
144			1	1				
147			0	1				1
150	2	2	1	1				1
153	2	3	3	3	2	1	2	3
156	2	6	3	6	2	3	1	7
159	4	4	2	5	8	6	4	5
162	5	4	2	5	7	10	6	5
165	5	14	3	4	1	1	7	3
168	2	3	3	4	5	6	3	8
171	1	7	1	5	4	4	1	2
174	2	0	4	3	2	4	2	7
177	3	4	5	6	2	1	3	2
180	3	6	10	4	5	9	6	5
183	8	10	3	9	7	10	8	6
186	12	7	8	9	11	12	9	13
189	15	9	9	12	7	11	14	11
192	9	14	11	12	7	16	5	21
195	6	12	9	14	9	13	5	11
198	9	6	6	13	3	7	9	8
201	11	2	2	8	9	5	6	2
204	3	5	5	7	7	3	6	3
207	4	1	4		1	2	3	0
210	1		2		1	0	0	2
213					1	0	1	1
216						1		
n	109	119	97	132	101	125	101	127
average	185.28	180.34	184.39	183.25	183.35	183.37	184.29	181.89
	± 1.41	± 1.38	± 1.53	± 1.33	± 1.53	± 1.24	± 1.45	± 1.33
σ	± 14.79	± 15.10	± 15.11	± 15.37	± 15.42	± 13.92	± 14.63	± 15.01
v	7.98	8.37	8.19	8.38	8.51	7.59	7.93	8.25
	± 0.54	± 0.54	± 0.58	± 0.51	± 0.59	± 0.48	± 0.55	± 0.51

	♀ ELTM	♂ ELTM	♀ F ₂ below 173	♂ F ₂ below 173	♀ F ₂ above 172	♂ F ₂ above 172	♀ HTM, H/EL and EL/H	♂ HTM, H/EL and EL/H
n	95	130	95	144	313	359	309	371
average	149.96 ± 0.51	149.20 ± 0.52	161.58 ± 0.58	161.87 ± 0.52	191.22 ± 0.50	190.42 ± 0.41	193.82 ± 0.47	192.53 ± 0.47
σ	± 5.03	± 5.97	± 5.70	± 6.27	± 8.87	± 7.91	± 8.32	± 9.08
v	3.35 ± 0.24	4.00 ± 0.24	3.52 ± 0.25	3.87 ± 0.22	4.63 ± 0.18	4.15 ± 0.15	4.29 ± 0.17	4.71 ± 0.17

[illegible]

TABLE V. THE NUMBER OF TAIL VERTEBRAE IN THE F_2 GENERATION

number of tail vertebrae	$\frac{H}{EL}$ ♀ $\frac{H}{EL}$	$\frac{H}{EL}$ ♂ $\frac{H}{EL}$	$\frac{H}{EL}$ ♀ $\frac{EL}{H}$	$\frac{H}{EL}$ ♂ $\frac{EL}{H}$	$\frac{EL}{H}$ ♀ $\frac{H}{EL}$	$\frac{EL}{H}$ ♂ $\frac{H}{EL}$	$\frac{EL}{H}$ ♀ $\frac{EL}{H}$	$\frac{EL}{H}$ ♂ $\frac{EL}{H}$	all ♀ F_2	all ♂ F_2	all ♀ F_2 with less than 173 tailings	all ♂ F_2 with less than 173 tailings
23	1	1							1	1		
24	11	15	5	13	4	10	6	12	26	50	7	21
25	41	58	45	62	29	48	35	56	150	224	39	65
26	47	41	36	52	42	58	42	54	167	205	36	54
27	9	4	10	5	26	9	17	5	62	23	13	4
28			1				1		2			
n	109	119	97	132	101	125	101	127	408	503	95	144
average	25.47 ±0.07	25.27 ±0.060	25.55 ±0.08	25.37 ±0.06	25.89 ±0.08	25.52 ±0.06	25.72 ±0.08	25.40 ±0.06	25.65 ±0.04	25.39 ±0.03	25.57 ±0.08	25.28 ±0.06
σ	±.082	±.075	±0.79	±0.71	±0.83	±0.74	±0.84	±0.71	±0.83	±0.73	±0.82	±0.74
v	3.21 ±0.21	2.96 ±0.19	3.09 ±0.22	2.79 ±0.17	3.20 ±0.22	2.89 ±0.18	3.26 ±0.22	2.79 ±0.17	3.23 ±0.11	2.87 ±0.09	3.20 ±0.23	2.92 ±0.17
										difference 0.26±0.00	difference 0.29±0.10	

TABLE VI. NUMBER OF MILLIMETERS TAIL LENGTH IN THE P AND F₁ GENERATIONS

number of millimeters tail length	♀ HTM various ages	♂ HTM various ages	♀ HTM 43rd day	♂ HTM 43rd day	♀ ELTM various ages	♂ ELTM various ages	♀ ELTM 43rd day	♂ ELTM 43rd day	♀ H.EL 43rd day	♂ H.EL 43rd day	♀ EL/H 43rd day	♂ EL/H 43rd day
47							1	1				
48							1					
49												
50							1	1				
51							2	2				
52							2	2				
53							2	2				
54							1	1				
55							3	3				1
56							3	3				
57							2	1				
58							3	5			1	
59							4	4			2	1
60							3	5				
61			2				6	4				
62							7	8				
63			5				3	2			1	1
64			2				7	4				1
65			1				6	4				1
66			6				4	7				
67			3		1		2	5			2	4
68			4		1		3	5			5	1
69			3		2		9	4			3	2
70			3				8	6			2	3
71			7		1		3	5			5	2
72		2	6		4		9	5			6	4
73		5	5		6		9	10			9	5
74	1	1	5		6		7	5	2		5	6
75		4	13		10		8	7			13	10
76	3	4	9		10		6	6			13	11
77	3	2	9		13		7	7			7	14
78	5	2	5		13		7	6			8	4
79	7	3	4		15		7	6			10	6
80	2	7	3		8		9	7			4	10
81	4	7	2		13		7	6			6	9
82	8	3	2		2		6	8			4	5
83	7	18	3		3		1	7			2	5
84	8	9			1		1	9			2	2
85	4	7			1		1	7			1	5
86	10	10			4		4	2				1
87	3	15			3			1				2
88	6	10										
89	3	9										
90	4	10										
91	5	5										
92	2	6										
93	2	3										
94		1										
95												
96	2											
n	89	136	97	130	95	130	103	120	110	116	110	119
average	84.29 ±0.51	85.18 ±0.41	72.57 ±0.50	75.76 ±0.40	78.49 ±0.43	78.27 ±0.44	64.34 ±0.67	66.95 ±0.63	78.70 ±0.37	79.04 ±0.42	75.06 ±0.47	76.77 ±0.50
σ	±4.86	±4.88	±5.00	±4.65	±4.28	±5.07	±6.85	±6.98	±3.90	±4.61	±4.94	±5.50
v	5.76 ±0.43	5.72 ±0.34	6.88 ±0.49	6.13 ±0.38	5.45 ±0.39	6.47 ±0.40	10.64 ±0.74	10.42 ±0.67	4.95 ±0.33	5.83 ±0.38	6.58 ±0.44	7.16 ±0.46

TABLE VII. THE NUMBER OF MILLIMETERS TAIL LENGTH IN THE F₂ GENERATION

number of millimeters tail length on 43rd day	born between Dec. 4— April 29		born between Jan. 21— April 26		born between Jan. 10— June 11		born between Dec. 10— April 11		all ♀ F ₂	all ♂ F ₂
	H/EL ♀	H/EL ♂	H/EL ♀	H/EL ♂	H/EL ♀	H/EL ♂	H/EL ♀	H/EL ♂		
	H/EL	H/EL	H/EL	H/EL	H/EL	H/EL	H/EL	H/EL		
54					1				1	
55					1				1	
56					1				1	1
57				2	1				3	
58		1	1				1		1	2
59	1		1						2	1
60	1	3	5	5	1	1			7	9
61		2	2	3	1	1		1	3	7
62	2		3	7	3				9	7
63	8	5	6	7	3	6		1	17	18
64		2	6	5		8		1	6	16
65	6	4	7	6	5	5	4	1	22	16
66	6	3	8	5	6	5	1		21	13
67	5	9	8	15	8	7	5	3	26	34
68	6	7	6	9	11	6	7	4	30	26
69	4	7	8	12	5	8	7	7	24	34
70	8	4	8	10	10	6	8	3	34	23
71	9	5	5	7	5	14	9	7	28	33
72	4	6	9	15	7	6	9	13	29	40
73	5	7	4	8	6	12	10	17	25	44
74	3	7	5	8	5	7	7	10	20	32
75	10	10		4	1	4	8	14	19	32
76	7	9	2		1	3	9	13	19	25
77	7	6	1	2	1	1	3	10	12	19
78	8	9		2	3	2	5	8	16	21
79	3	3				1	2	10	5	14
80	3	5			2	3	4	4	9	12
81	2	3		1	1	2	1		4	6
82	1				1	3	1		3	3
83					2	5			2	5
84					4	4		1	4	5
85		2			2				2	2
86					1	1			1	1
87					2	2			2	2
n	109	119	97	132	101	125	101	127	408	503
average	71.48 ±0.52	72.00 ±0.50	67.36 ±0.45	68.53 ±0.39	70.81 ±0.69	71.58 ±0.57	72.50 ±0.40	73.98 ±0.34	70.59 ±0.23	71.48 ±0.24
σ	±5.43	±5.53	±4.51	±4.50	±7.02	±6.48	±4.09	±3.86	±5.71	±5.56
v	7.59 ±0.51	7.68 ±0.49	6.69 ±0.48	6.56 ±0.40	9.91 ±0.69	9.05 ±0.57	5.64 ±0.39	5.21 ±0.32	8.08 ±0.28	7.77 ±0.24

TABLE VIII. CORRELATION BETWEEN MONTH OF BIRTH AND TAIL LENGTH IN 110 ♀ EL/H OF THE 43RD DAY

class center mm taillength	Assumed value for month of birth						total
	Jan. Dec. 1	Febr. Nov. 2	March Oct. 3	April Sept. 4	May Aug. 5	June July 6	
57		1					1
60		1	1				2
63			1				1
66	2						2
69	6	2	2				10
72	1	5	8	5			19
75	6	10	12	4		1	33
78	4	3	3	3	5	7	25
81	2		1	1	1	5	10
84						6	6
87						1	1
total . . .	21	22	28	13	6	20	110

Average value of month of birth 3.19 ± 0.16 , $\sigma = \pm 1.70$ Average tail length 75.05 ± 0.48 mm, $\sigma = \pm 5.06$ Coefficient of correlation, r , 0.53 ± 0.06

TABLE IX. CORRELATION BETWEEN MONTH OF BIRTH AND TAIL LENGTH IN 119 ♂ EL/H OF THE 43RD DAY

class center mm taillength	Assumed value for month of birth						total
	Jan. Dec. 1	Febr. Nov. 2	March Oct. 3	April Sept. 4	May Aug. 5	June July 6	
55		1					1
58			1				1
61							0
64	1			1			2
67	4			1			5
70	2	4	1				7
73		7	4	6	1		18
76	4	9	9	1	1	3	27
79	6	7	5	4	2	4	28
82	1	3		4	3	9	20
85					1	7	8
88						2	2
total . . .	18	31	20	17	8	25	119

Average value of month of birth 3.34 ± 0.16 , $\sigma = \pm 1.78$ Average tail length 76.80 ± 0.51 mm, $\sigma = \pm 5.57$ Coefficient of correlation, r , 0.49 ± 0.06

TABLE X. MONTH OF BIRTH IN $\frac{H}{EL}$ AND $\frac{EL}{H}$

	total	December and January	February	March	April
♂ $\frac{EL}{H}$	127	37	23	34	33
♂ $\frac{H}{EL}$	119	52	20	39	8
♀ $\frac{EL}{H}$	101	27	15	33	26
♀ $\frac{H}{EL}$	109	48	15	35	11

TABLE XI. SIZE OF THE LITTERS TO WHICH THE H/EL AND EL/H MICE BELONGED

Number of young in litter	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
H/EL litters. . . .			1	2	2	5	7	9	5	1
EL/H litters. . . .	2	4	7	7	8	7	7	5		

TABLE XII. CORRELATION BETWEEN LITTER SIZE AT THE AGE OF ONE MONTH AND TAIL LENGTH ON 43RD DAY IN 110 ♀ EL/H

class center mm tail length	Number of young per litter.							total
	2	3	4	5	6	7	8	
57		1						1
60		2						2
63		1						1
66				1	1			2
69			1	3	5		1	10
72	2	2	2	1	3	7	2	19
75	1	1	4	3	8	10	6	33
78	1		5	4	6	5	4	25
81	1		1	3	1	2	2	10
84		2		2	2			6
87			1					1
total	5	9	14	17	26	24	15	110

Average litter size 5.65 ± 0.16 , $\sigma = \pm 1.78$ Average tail length 75.05 ± 0.48 mm, $\sigma = 5.06$ Coefficient of correlation, r , 0.10 ± 0.09

TABLE XIII. CORRELATION BETWEEN LITTER SIZE AT THE AGE OF ONE MONTH AND TAIL LENGTH ON 43RD DAY IN 119 ♂ EL/H

class center mm tail length	Number of young per litter.								total
	1	2	3	4	5	6	7	8	
55			1						1
58			1						1
61									0
64	1				1				2
67	1								5
70				2					7
73				1					
76		1	1	3	6	2	2	3	18
79		1	3	2	5	3	8	5	27
82			2	1	5	5	7	8	28
85		1		1	1	3	8	6	20
88			3	3	2				8
			1	1					2
total	2	3	12	14	22	16	25	25	119

Average litter size 5.72 ± 0.16 , $\sigma = \pm 1.83$ Average tail length 76.80 ± 0.51 mm, $\sigma = \pm 5.57$ Coefficient of correlation, r , 0.17 ± 0.08

TABLE XIV. NUMBER OF MILLIMETERS TAIL LENGTH ON THE 43RD DAY OF H/EL MICE, BELONGING TO LITTERS OF TWO OR OF SIX

mm tail length	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80	81	82
litters of 2	1		1	1				4	3	7	7	4	6	2	5	4	1	1
litters of 6										7	4	6	7	6	11	5	1	

TABLE XV. SIZE OF LITTER, ONE MONTH OLD

HTM mother				ELTM mother			
1st litter		2nd litter		1st litter		2nd litter	
father		father		father		father	
HTM	ELTM	HTM	ELTM	ELTM	HTM	ELTM	HTM
4			8	0			4
2			5	3			4
5			7	6			7
8			0	3			8
8			9	0			3
3			6	1			0
5			8	6			8
0			9	3			4
6			7	0			3
5			7	7			8
5			9	0			0
5			7	2			6
3			8	1			5
2			10	5			6
3			4	3			4
7			8	0			6
7			6	0			5
3			5	6			4
5			8	0			0
7			8	0			3
7			7	7			5
8			7	2			6
0			8	6			4
10			8	0			5
2			7	0			5
8			8	2			7
5			3	5			2
8			6	2			2
3			0	4			4
5			4	0			3
7			7	0			3
4			9	0			0
	7	3			6	7	
	4	5			11	4	
	2	10			8	7	
	6	8			0	0	
	9	7			2	0	
	0	2			7	1	
	9	7			6	3	
	7	6			5	0	
	8	5			6	1	
	5	8			3	1	
	7	11			1	0	
	3	4			2	0	
	6	7			0	5	
	6	5			1	1	
	4	5			5	0	

TABLE XV (continued)

HTM mother				ELTM mother			
1st litter		2nd litter		1st litter		2nd litter	
father		father		father		father	
HTM	ELTM	HTM	ELTM	ELTM	HTM	ELTM	HTM
	3	5			4	5	
	5	5			0	0	
	1	6			0	0	
	4	5			0	0	
	2	7			0	0	
	3	6			7	5	
	5	4			5	0	
	6	6			4	0	
	8	8			2	3	
	3	8			5	5	
	2	0			7	3	
	7	7			7	0	
	5	9			7	1	
	8	5			7	0	
	4	4			3	3	
	8	4			4	1	
	9	0			3	0	
5.00 ±0.43	5.78 ±0.49	5.68 ±0.42	6.65 ±0.41	2.31 ±0.43	4.00 ±0.50	1.75 ±0.39	4.18 ±0.36

TABLE XVI. SIZE OF FIRST AND SECOND LITTERS OF HYBRIDS, ONE MONTH AFTER BIRTH

mother × father	number of young in litter											total number of litters	average litter size	
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10			11
H/EL×H/EL	3	0	1	3	3	4	2	6	7	4	2	1	36	6.11±0.47
H/EL×EL/H	1	1	0	1	5	7	4	11	5	6	4	1	43	6.39±0.34
EL/H×H/EL	2	0	2	2	5	2	6	5	11	7	1	0	43	6.32±0.38
EL/H×EL/H	2	0	1	1	1	2	8	6	9	3	6	1	40	6.97±0.39

TABLE XVII. CORRELATION BETWEEN MONTH OF BIRTH AND NUMBER OF TAILVERTEBRAE IN 110 ♀ EL/H OF THE 43RD DAY

Number of tail vertebrae	assumed value for month of birth						total
	Jan. Dec. 1	Febr. Nov. 2	March Oct. 3	April Sept. 4	May Aug. 5	June July 6	
24		1	1				2
25	9	5	8	2	1	6	31
26	12	14	12	8	4	13	63
27		2	7	3	1	1	14
total . . .	21	22	28	13	6	20	110

Average value of month of birth 3.19 ± 0.16 , $\sigma = \pm 1.70$ Average number of tail vertebrae 25.80 ± 0.06 , $\sigma = \pm 0.66$ Coefficient of correlation, r , 0.10 ± 0.09

TABLE XVIII. CORRELATION BETWEEN MONTH OF BIRTH AND NUMBER OF TAIL VERTEBRAE IN 119 ♂ EL/H OF THE 43RD DAY

Number of tail vertebrae	assumed value for month of birth						total
	Jan. Dec. 1	Febr. Nov. 2	March Oct. 3	April Sept. 4	May Aug. 5	June July 6	
24	1	1	1			1	4
25	9	10	8	5	3	12	47
26	6	18	10	10	4	12	60
27	2	2	1	2	1		8
total . . .	18	31	20	17	8	25	119

Average value of month of birth 3.34 ± 0.16 , $\sigma = \pm 1.78$ Average number of tail vertebrae 25.60 ± 0.06 , $\sigma = \pm 0.66$ Coefficient of correlation, r , -0.03 ± 0.09

TABLE XIX. THE NUMBER OF TAIL VERTEBRAE IN BOTH SEXES OF STRAINS OF MICE, OTHERWISE NOT USED IN THIS STUDY

strain	♀ WTW	♂ WTW	♀ StoLi	♂ StoLi	♀ Balb	♂ Balb	♀ Balb ab	♂ Balb ab
n	69	59	110	105	81	36	40	20
average	23.62 ± 0.10	23.79 ± 0.11	27.21 ± 0.05	27.32 ± 0.06	27.32 ± 0.07	27.27 ± 0.10	26.81 ± 0.07	26.94 ± 0.10
σ	± 0.83	± 0.91	± 0.59	± 0.62	± 0.66	± 0.65	± 0.51	± 0.49
v	3.51 ± 0.29	3.82 ± 0.35	2.16 ± 0.14	2.26 ± 0.15	2.41 ± 0.18	2.38 ± 0.28	1.90 ± 0.19	1.80 ± 0.28

GEDANKEN ZUR MESSUNG DER MANIFESTATIONSHÄUFIGKEIT DER ERBLICHEN ANLAGEN UND ZUR BEURTEILUNG DER ERBLICHKEIT ÜBERHAUPT

von

WILHELM WEINBERG

in Tübingen

(Manuskript eingegangen am 13. März 1934)

Bereits in meinen Arbeiten über Geburtenfolge bei Zwillingen habe ich die Auffassung vertreten dass die von DAHLBERG und von VERSCHUER gebrauchte Methode zur Bestimmung der Manifestationshäufigkeit eines Merkmals im besten Falle einen oberen Grenzwert darstellt. Im Ganzen kann man diese Manifestationswahrscheinlichkeit ja nur bestimmen wenn man die Häufigkeit der Erbanlage zur Hervorbringung eines Merkmals in der Population kennt. Hat diese Anlage die Häufigkeit a in der Population und ist die Häufigkeit der Gelegenheiten zur Offenbarung des Besitzes dieser Erbanlage gegeben durch den Durchschnittswert y , so wird man die Häufigkeit der Manifestation des Besitzes dieser Erbanlage mit ay bezeichnen. Voraussetzung aber ist das Wissen von der Häufigkeit der Erbanlage, die man aber meist nur ungefähr abschätzen kann.

Geht man aber von Sippschaften aus, in denen das Merkmal mindestens einmal beobachtet wird, und bedient sich der Formel

$$\frac{ay}{1 - (1 - ay)^k}$$

wenn es sich um Sippschaften von der Grösse k handelt, so berechnet man die Wahrscheinlichkeit dass man das Merkmal bei wiederholter Gelegenheit dazu wiederholt beobachtet, und man muss damit rechnen dass nach dem erstmaligen Erfolg die Wahrscheinlichkeit wiederholten Auftretens steigt.

Kommt die Erbanlage aus verschiedenen Kreuzungen zustande und zwar mit verschiedenen Häufigkeit f_x , so werden Kreuzungen

mit grösserer Wahrscheinlichkeit für die Bildung der Anlage das Ergebniss stärker beeinflussen als die mit geringerer.

Ist z.B. die Anlage einfach recessiv, so wird die Kreuzung $RR \times RR$ einen grösseren Einfluss haben als $RR \times DR$ und $DR \times DR$, weil erstere mit Wahrscheinlichkeit 1, letztere mit Wahrscheinlichkeit $\frac{1}{2}$ und $\frac{1}{4}$ RR liefern, und die Häufigkeit der Erbanlage wird

$$\frac{\sum f_{xx}^2}{\sum f_{xx}}$$

sein. Ist aber die Wahrscheinlichkeit des Erkennens der Erbanlage kleiner als 1, so wird man bei Beobachtung des Phaenotypes RR ein wiederholtes Auftreten mit Häufigkeit $\frac{\sum f_{xx}^2 y^2}{\sum f_{xy}}$ oder $\frac{\sum f_{xx}^2 y}{\sum f_{xx}}$ beobachten. Ist nun vollends y eine variable Grösse von der Grösse $y + dy$ wobei der Durchschnittswert $\hat{y} = \sum y + dy$ ist, so wird die Häufigkeit der Beobachtung auf $\frac{\sum f_{xx}^2 (\hat{y}^2 + dy^2)}{\sum f_{xx} \hat{y}}$ steigen.

Auch die Geschwistermethode wird dabei einen zu hohen Wert im Verhältniss zu $\frac{\sum f_{xx}^2 y}{\sum f_{xx}}$ ergeben und die sogenannte apriorische Me-

thode wird ebenfalls Werte $= \sum \frac{ay}{1 - (1 - ay)^k}$ liefern, welche sowohl von der Häufigkeit des Vorkommens der Kreuzungen wie von der Variabilität der günstigen Beobachtungselegenheit abhängen.

Die Aussicht auf exakte Feststellungen über das Verhältniss von Beobachtung und Erwartung wird also sowohl durch Sinken der Beobachtungswahrscheinlichkeit von RR unter $y = 1$, wie durch Variabilität der y -Werte vermindert.

Und man macht sich ungenügende Vorstellungen von der Häufigkeit namentlich pathologischer Anlagen, wenn man den Einfluss dieser Faktoren unterschätzt.

Ist z.B. die Häufigkeit der Schizophrenie $= 1\%$ der Bevölkerung und die Häufigkeit der Beobachtung der Anlage $= ay$, also

$$ay = 0,01$$

so wird $a = \frac{0,01}{y}$ und um so grösser, je kleiner man y zu schätzen

Anlass hat. Es genügt daher nicht durch Untersuchung der Verwandtschaft von Schizophrenen die im eine Irrenklinik geraten diese Häu-

figkeit durch noch so exakte Methoden festzustellen, wenn man nicht auch die zugehörigen Psychopathen, die Selbstmörder und die Verbrecher mit repräsentativen Methoden festzustellen in der Lage ist, man unterschätzt vor Allem die Häufigkeit der Erbanlage zur Schizophrenie nicht unwesentlich. Würden alle Fälle von Schizophrenie erkannt, so würde man aus 1% Schizophrenen in der Population auf Grund der Annahme einer Recessivität der Anlage schliessen dass 10% der Population dazu veranlagt sind. Ist aber y kleiner als 1 und werden nicht alle Quellen der Erkenntniss der Anlageträger erschlossen, so ist es auch unmöglich eine obere Grenze der Häufigkeit der Anlage festzustellen.

Die Manifestationswahrscheinlichkeit einer Anlage lässt sich aber am besten beurteilen, wenn man sie bei jedem Individuum für möglich hält. Die Erblichkeit braucht in diesem Fälle aber keineswegs bestritten zu werden. Denn auch die Manifestationswahrscheinlichkeit kann sowohl von variablen Gelegenheiten dazu als von einem durch Polymerie beeinflussten Variabilität der konstitutionellen Veranlagung zur Hervorbringung eines Merkmals abhängen.

Dies muss angesichts der neuerdings in den Vordergrund getretenen Lehre betont werden, dass bei jeder Befruchtung Zwillinge entstehen können, weil der 2te Richtungskörper ein richtiges Ei darstelle. Die wahre Manifestationsziffer wäre dann die Häufigkeit mit der Zwillingsgeburten tatsächlich beobachtet werden, also in Europa etwa 1% ohne die Identiker.

Die Anlage zur Bildung von Zwillingen kann also als von Ablösung zweier Eier unabhängig betrachtet werden. Wenn trotzdem in Deutschland nur 1% aller Früchte Zwillingsfrüchte sind, wobei die Glieder eines und desselben Paares als stets aus einem Uréistammend gelten, anstatt 100%, so muss dies ein Ergebniss einer häufigen Lebens unfähigkeit von Zwillingen sein und dies muss notwendig dazu führen dass man mit einer auch erblich variablen Erhaltungsfähigkeit von Zwillingsfrüchten rechnet. Die von mir s.Z. 1901 gemachte Feststellung, dass weibliche Zwillinge etwa 2,5% statt 1% Zwillinge gebären spricht durchaus in diesem Sinne. Bei männlichen Früchten, wofür das Material bei mir liegt ebenfalls, ist dasselbe zu erwarten.

Wir werden nun durch die Feststellung von nur 1% zweieiigen Zwillingsfrüchten vor die Frage gestellt, wie sich das Erhaltenbleiben von beiden Gliedern eines Paares als Ausdruck einer grösseren

Lebensfähigkeit erklärt. Wir sehen dabei von den Zwillingsaborten zunächst ab und beschäftigen uns nur mit den zur standesamtlichen Kenntniss gelangenden Fällen. Setzen wir bei diesen die Aussicht auf Erhaltenbleiben bis zu diesem Stadium = x , die auf das Gegenteil = $1 - x$, so würde die Wahrscheinlichkeit der Erhaltung bei der Früchte sich auf x^2 belaufen, wenn lediglich der Zufall eine Rolle spielt. Dass nur einer von 2 Partnern dieses Stadium erreicht, drückt dann die Wahrscheinlichkeit $2x(1 - x)$ für Einzelgeburten aus und $\frac{x^2}{2x(1 - x)}$ oder vereinfacht $\frac{x}{2(1 - x)}$ würde gleich die Häufigkeit $1/99$ der Zwillingsgeburten unter sämtlichen Geburten sein.

Dies führt zu einer Überlebenserwartung für die einzelne Frucht.

$$x = \frac{2}{101} = 0,02$$

so dass 98 van 100 Früchten Aussicht hätten standesamtlich niemals erfasst zu werden. Diese Ziffer ist so niedrig, dass sie praktisch unmöglich erscheint.

Nehmen wir aber eine Correlation c der Früchte in bezug auf Erhaltenbleiben oder Zugrundegehen an, so kommen wir auf $x [c + (1 - c)]$ Fällen der Erhaltung beider Früchte $(1 - x) [x + (1 - c)(1 - x)]$ Fälle des Zugrundegehens beider Früchte.

Die Summe aller Fälle einschliesslich Erhaltung nur eines Gliedes seine Paares würde 1 sein und die Häufigkeit dieses Falles ergibt sich als

$$1 - x [c + (1 - c)x] - (1 - x) [c + (1 - c)(1 - x)] \text{ was zu } 2x(1 - x)(1 - c) \text{ führt.}$$

Da das Zugrundegehen beider Früchte nicht ermittelbar ist, wird das Verhältniss Zwillingsgeburten zu Einzelgeburten vereinfacht

$$\text{durch } \frac{c + (1 - c)x}{2(1 - c)(1 - x)} = 1/99 \text{ ausgedrückt.}$$

$$\text{Das führt zu } x = \frac{2 - 101c}{101(1 - c)}$$

und somit zu dem Ergebniss, dass man nur einen positiven Wert von x erhält, wenn c kleiner als $\frac{2}{101}$ ist. Nun ist aber die Correlation zwi-

schen Tod und Leben von Früchten im Alter der standesamtlichen Erfassbarkeit nach meinen Feststellungen bei zweieiigen Zwillingen

0,37 wenn man die am Tage der Geburt oder vorher gestorbenen Früchte vernachlässigt, so dass dieser Wert eher zu niedrig sein dürfte und ein so geringer positiver Wert, unter 0,02 bei allen Früchten, erscheint zunächst wenig glaubhaft. Man muss daher damit rechnen, dass die Correlation zwischen Früchten negativ ist, indem das Wachstum der einen Frucht dasjenige der anderen und damit deren Lebensaussicht gefährdet. Unter Benützung derselben Formel kommt man mit negativen Wert von c und $1 - c > 1$ zu $x = \frac{2+101c}{101(1+c)}$ wobei hier c ohne Vorzeichen erscheint und zu Werten von x ,

die zwischen $\frac{2}{101}$ bis $\frac{103}{202}$ liegen. Damit ist genügender Spielraum für

die Erhaltungswahrscheinlichkeit aller Früchte gesichert; nur wenn diese grösser als $\frac{1}{2}$ sein soll, muss man eine Formel wählen, welche dem Leben der einen Frucht auf Kosten der anderen besonders Rechnung trägt. Diese Formel hier wie die etwaige Ersatzformel trägt auch der Möglichkeit Rechnung, dass die Ansiedlung eines Eis die eines weiteren irgendwie anders erschwert. Ersetzen wir x durch y so haben wir ein Mass für die Manifestationswahrscheinlichkeit einer Anlage zur Bildung von Zwillingfrüchten die theoretisch, der DAHLBERG'schen Idee entsprechend, stets vorhanden ist, aber praktisch höchstens in $\frac{1}{50}$ aller erfassbaren Geburten beobachtbar ist.

Während die Manifestationswahrscheinlichkeit nach DAHLBERG gemessen mit circa $\frac{6}{100}$ einen zu hohen Wert darstellt, weil sie einer Erfolgsteigerung nach erstem Erfolg entspricht, so ist diese Auffassungsweise natürlicher; weil sie die Möglichkeit einer Erfolgsteigerung ausschaltet. Sie ist aber nur dann massgebend, wenn man von der gleichzeitigen Befruchtung zweier Eier die niemals aus einem Urei stammten ganz absieht und wenn man mit LENZ jeden Einfluss der Erbllichkeit bei Zwillingen abstreitet weil eine stets vorhandene Anlage zur Bildung von Zwillingfrüchten den Gedanken an Erbllichkeit ganz ausschliesse.

Dies geht aber zu weit; wenn man die Erhaltungsfähigkeit der einzelnen Frucht als variabel anerkennen muss, so braucht man auch bei weitgehendster Anerkennung eines Einflusses von Aussenfaktoren dem Einfluss der Vererbung den bisher zugestandenen Spielraum keineswegs zu bestreiten. Es kann allenfalls nötig erscheinen noch weiteres repräsentatives Material zu dieser Frage zu sammeln.

A FAMILY WITH PERIODIC PARALYSIS AND MUSCULAR ATROPHY

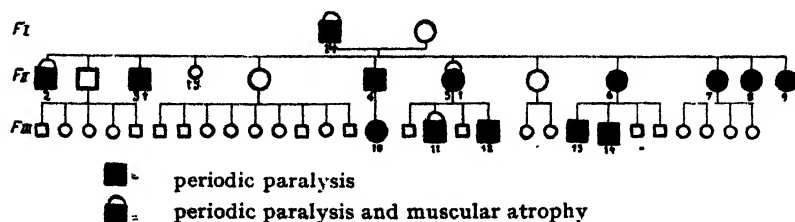
(From the Dutch Institute for Human Genetics and Racebiology. Medical Statistical Department for Human Genetics. Director: J. SANDERS, M. D.)

by

J. SANDERS, M. D.

(Received for publication May 29th 1934)

In the Dutch medical journal of March 3rd. 1934 A. BIEMOND and A. POLAK DANIELS have described a family with periodic paralysis and muscular atrophy. This is the first case of these illnesses published in Holland. The history of this family, in which 14 cases occur, is as follows:



No. 1 got the attacks of periodic paralysis at the age of 17 or 18, and has had it during his whole life. He died in 1919 or 1920. Two children of the 13 of FII died young and one at the age of 20. Eight persons of FII have had periodic paralysis. The first symptoms appeared in 7 cases at the age of 7 or 8, in one case at the age of 40. The numbers 3, 5 and 8 had very severe attacks; 7 and 9 have not had any attack since many years.

In the FIII 5 patients occur with periodic paralysis; in 2 cases the attacks appeared at the age of 4, in one case at the age of 6 year.

We further know that no. 1 gradually got paralysis of the extremities during the last 10 years of his life, so that he could not walk during the last 5 years. No. 2 has not had any attack of periodic paralysis after his 38th year, but he now gradually got a persisting muscular paresis of the extremities. BIEMOND and POLAK DANIELS investigated him in 1933 and found a muscular atrophy. No. 5 could not use her arms and legs during the last 5 years of her life. She committed suicide. No. 11 also has muscular atrophy of the shoulders. The numbers 4, 6, 7, 8, 9, 10, 12, 13 and 14 had no neurologic deviation. No. 2 has a fiscular above the clavícula, very probably tuberculosis. No. 11 has been suspected of t.b.c., but till now nothing has been found.

So we find in this pedigree at least 3, perhaps 4 persons with dystrophia musculorum progressiva, which comes after attacks of periodic paralysis. BIEMOND and POLAK DANIELS found more such cases in the literature. OPPENHEIM, BERNHARD and HOLZAPPLE each published a case of transition of periodic paralysis into muscular atrophy.

If we now try to apply MENDEL's law to this material, we are able to explain genetically this family-history by adopting the presence of two hereditary factors. One of these two causes the periodic paralysis. When both factors are present, there also appears at a variable age a spinal muscular atrophy of a distinct type. If we adopt the hypothesis, we can have the following combinations:

- I. Both factors are dominant.
- II. Both factors are recessive.
- III. The factor for periodic paralysis is dominant, the other recessive.
- IV. The factor for muscular atrophy is dominant, the other recessive.

Let us consider these suppositions one after each other.

- I. Both factors are dominant.

If we call the factor for periodic paralysis A, the factor for muscular atrophy B, then the formula for patient no. 1 is Aa Bb, AA Bb, AA BB or Aa BB. Because his wife is still living and healthy, she has the formula aa bb.

AA BB, AA Bb or Aa BB crossed with aa bb gives a progeniture that is ill. No child is healthy. But this is not the fact in FII of the

family. We here find 3 healthy adults. So no. 1 must have the formula $Aa Bb$. Crossed with $aa bb$, we get:

♀	♂ Ab	AB	aB	ab
	1	2	3	4
ab	$Aa bb$	$Aa Bb$	$aa Bb$	$ab ab$

The case 1 has periodic paralysis; 3 muscular atrophy; 2 periodic paralysis and muscular atrophy; 4 is healthy. The case 3 however is absent in our family. We can only explain this by accepting that this factor B is cryptomer and cannot demonstrate its presence, as the factor A fails.

So our conclusion is: we can accept the possibility of 2 dominant factors, of which one is cryptomer.

II. Both factors are recessive.

In this case the formule for no. 1 is $aa bb$ and for his wife $Aa Bb$ (in this case a and b mean the recessive factors for periodic paralysis and muscular atrophy). So we have the random that a man who is homozygot for both factors, marries a woman who is heterozygot for these factors. This possibility is most improbable with such a rare illness (We already said that this is the first family, described in our country). But supposed, this random happens here; then we can attend in FII

♂	♀ AB	Ab	aB	ab
	1	2	3	4
ab	$Aa Bb$	$Aa bb$	$aa Bb$	$aa bb$

The case 3 has periodic paralysis; 2 muscular atrophy; 4 periodic paralysis and muscular atrophy; 1 is healthy but heterozygous for both factors.

No. 2 does not occur in our family; so we can here have the same as we have said above, namely a cryptomer factor.

Our conclusion is: Although the possibility of 2 recessive factors is not mathematically to be excluded, the random is so very small that it is practically impossible.

III. The factor for periodic paralysis is dominant, the other recessive.

If one factor is dominant and the other recessive, the formula for patient no. 1 is $Aa\ bb$, and for his wife $aa\ Bb$. The same reason, explained in II for the 2 recessive factors, can be applied in the case of one recessive factor. The very rare random can practically be excluded.

So we do not accept one dominant and one recessive factor.

IV. The factor for periodic paralysis is recessive, the other dominant. We do not accept the possibility for the same reason as in III.

So the only plausible explanation for the heredity of periodic paralysis and muscular atrophy is, that two dominant factors exist, one causing periodical paralysis, the other muscular atrophy, of which that for muscular atrophy is cryptomer in case that for periodical paralysis is in a recessive state.

Muscular atrophy can also be on independant illness, without combination with periodic paralysis.

The opportunity to trace the family lineage in a thorough manner rarely occurs. This fact may explain the paucity of reported cases of combined hereditary diseases.

LA FAMILLE Q

(De l'institut néerlandais pour la recherche de l'hérédité chez l'homme et la biologie des races; section de recherche de l'hérédité médicale et statistique, directeur Dr. J. SANDERS)

par

Dr. J. SANDERS

(Manuscrit reçu pour la publication le 21 mars 1934)

Avec 4 figures sur 1 planche

Une des méthodes de recherche de l'hérédité chez l'homme est celle qui consiste à suivre une famille pendant quelques générations, tant en ligne masculine qu'en ligne féminine. Il est rarement possible de rassembler des données de plus de 4 générations. J'eus l'occasion de suivre une famille d'une façon plus ou moins complète pendant 11 générations.

Les aïeux (P) venaient de l'étranger au commencement du 17^{ième} siècle (table 1). Selon les papiers de famille ils avaient 5 fils; il n'est pas question de filles. L'un des fils (FI 2) a fait des études universitaires et a occupé une place prééminente dans l'enseignement. De ce fils seulement l'arbre généalogique est connu. En FIII 2 fils et 3 filles meurent en bas âge. Quatre fils ont fait des études, dont un est très doué et sera professeur d'université. Le fils de ce dernier sera également professeur d'université, tandis que 2 autres fils meurent jeunes. FIII 9 qui lui-même a fait des études universitaires, a 5 fils et 4 filles. De ces derniers 2 garçons et une fille meurent en bas âge. Deux fils font des études universitaires. Dans cette génération il est question pour la première fois d'une maladie longue et épuisante, probablement la tuberculose, dont FIV 10 et FIV 14 seraient morts. FIV 15 est resté sans enfants.

En FV on voit 3 hommes très doués qui tous ont été professeur d'université. Un des autres membres de cette génération a fait égale-

ment des études universitaires. Onze enfants sont morts en bas âge. Deux femmes, FV 11 et FV 17, sont mariées, mais n'ont pas eu d'enfants. Un des professeurs FV 21 est en même temps très artistique, il écrit de très beaux poèmes. Lui également est mort de la tuberculose.

En résumant, nous constatons pour les 5 premières générations, qui se composent de 37 hommes, de 29 femmes et de 5 personnes de sexe inconnu :

1. 14 hommes, 5 femmes, 4 enfants de sexe inconnu meurent en bas âge.

2. 13 hommes font des études universitaires, dont 5 seront professeur d'université.

3. 3 femmes se marient et restent sans enfants.

4. 3 hommes meurent de tuberculose.

C'est, en ce qui nous intéresse, tout ce que nous savons des 5 premières générations.

En partant de FV nous allons suivre 4 branches, c.à.d. le FV 5, FV 8, FV 16 et FV 21. Des 3 premières branches nous savons ce qui suit :

	F V 5 (table 2)		F V 8		F V 16 (table 3)		
	M	F	M	F	M	F	sexe inconnu
F VI . .	1	3	1		9	2	
F VII . .	2	2			17	6	2
F VIII . .	4	5			26	24	
F IX . .	2	4			9	16	
F X . .	2	1					
total . .	11	15	1		61	48	2

Nous trouvons ici mariés et restés sans enfants :

De F V 5 : F VI 3 et F VIII 5 qui s'est marié 2 fois et les 2 fois est resté sans enfants.

De F V 16 : F VI 5, F VI 7, F VI 9, F VII 21, F VIII 4, F VIII 43

De F V 16 on trouve F V III 35 et 37 qui étaient jumeaux du même sexe, ainsi que F VII 47 et 48.

De F V nous savons plus (table 4). Nous traiterons successivement les différents descendants. Il faut ici remarquer que le F IX se compose en grande partie de gens non encore mariés ou mariés depuis

peu. Quant à ceux-ci, on ne peut pas encore tirer de conclusions. Ils se trouvent encore au début de la vie. On ne peut pas encore savoir ce qu'ils deviendront et quelles anomalies ils pourront avoir. Le F X se compose d'enfants en bas âge dont on ne peut rien dire. Il s'agit donc des générations VI, VII et VIII.

De F VI on peut dire ce qui suit :

1 a fait des études universitaires et a occupé un très haute poste auprès du gouvernement.

4 avocat, mort de tuberculose.

5 mort en bas âge.

6 idiot.

7 membre du gouvernement départemental, mort de tuberculose.

8 mélancolique.

10 personnage proéminent dans le commerce des Indes, mort de mélancolique.

12 officier supérieur, mélancolique, homosexuel, s'est suicidé.

En résumé, le F VI contient 3 personnes ayant fait des études universitaires, 3. mélancoliques, 2 tuberculeux, 1 homosexuel. Ce dernier s'est suicidé.

Le F VII se compose de 25 hommes et de 15 femmes. Nous trouvons ce qui suit :

1 s'est donnée à plusieurs hommes, vers la fin de la vie devenue mélancolique, mise en curatelle.

2 intelligente, mais maniaque, d'une étrange conduite. Mariée, mais restée sans enfants.

4, 10, 13, 14, 26, 38, 50, 51, morts en bas âge.

5 n'a pas terminé ses études, a été expulsé des Indes; a raté sa carrière. Vie dissolue.

6 a occupé un haut poste auprès du gouvernement; mélancolique.

7 officier supérieur, sa femme est morte démente.

8 femme intelligente.

12 resté sans enfants, mort de tuberculose.

17 morte de mélancolie dans un asile d'aliénés.

18 arriéré mental, s'est suicidé.

20 médecin militaire.

22 officier; mélancolique; resté sans enfants.

24 mariée avec son cousin F VII 8.

25 idiot, mort en bas âge.

27 nerveuse, pessimiste, légèrement mélancolique; mariage malheureux.

28 idiot.

30 officier; maniaque; divorcé; a été plusieurs fois, tantôt riche, tantôt pauvre.

Plus tard délire de la persécution; craignait d'être intoxiqué; resté sans enfants.

31 mort dans un asile d'aliénés de démence maniaque-mélancolique.

32 avocat; alcoolique; mort de délirium tremens; homosexuel; resté sans enfants.

35 menait une vie dissolue, spécialement avec des Parisiennes. Son premier mariage était heureux, le second très malheureux; mort de paralysie agitante.

36 démence maniaque-mélancolique. S'est pendu.

39 réservé, légèrement mélancolique.

40 très jeune encore, lorsqu'il fut nommé professeur d'université; pédant; mort de tuberculose et de diabète; bon musicien; resté sans enfants.

42 mélancolique; souffrait de la tuberculose; musicien.

43 quérulante, se brouille avec tout le monde; très menteuse; tuberculeuse; musicienne.

44 mélancolique; musicienne.

45 médecin; haut fonctionnaire; réservé; était un étranger pour ses enfants. Marié deux fois, aucun des deux mariages n'était heureux; bon musicien.

46 haut fonctionnaire aux Indes.

47 mélancolique.

48 s'est suicidé en un accès de démence.

49 mélancolique.

50 et 51 sont jumeaux; tous les deux morts en bas âge.

En résumant nous trouvons en le F VII les cas suivants:

5 sont artistiques; 1 doué; 8 ont fait des études universitaires; 1 alcoolique; 10 mélancoliques ou maniaques; 5 se conduisent d'une façon étrange; 3 idiots ou arriérés mentaux; 2 vie dissolue; 6 morts sans enfants; 3 suicidés; 4 tuberculeux; 1 homosexuel.

De F VIII nous savons ce qui suit:

1 vie ratée; mélancolique; s'est suicidé.

4 haut fonctionnaire.

3, 7, 8, 16, 33, 46, 50, morts en bas âge.

5 souffre de la maladie de Menière.

6 résident aux Indes.

9 d'abord spirite; puis très religieux. S'identifiait avec le Christ et donnait aux pauvres tout ce qu'il possédait. A l'école il était très intelligent, toujours le premier de sa classe.

11 très sourde, étrange, courait après les hommes.

12 musicien très connu; mariage malheureux, alcoolique, mélancolique, mort de tuberculose.

13 avocat; sa femme est anormale, mariage malheureux.

14 a mené une vie dissolue; divorcé, puis marié avec sa maîtresse.

15 avocat, croit faire de belles affaires qui dévorent beaucoup d'argent. Fait beaucoup de dettes, que la famille doit payer. Est étrange, a des idées de grandeur.

17 ingénieur.

18 mélancolique.

19 mélancolique.

20 mélancolique, enfermée dans un asile, mise en curatelle; mariée à un homme inférieur.

22 peintre plein de talent; souffre de tuberculose et de cancer.

23 fantasque, énergique, exaltée.

25 est très intelligente d'une façon masculine; souffre de tuberculose.

26 mort de tuberculose.

28 femme intelligente.

29 quérulante, menteuse et calomnieuse; divorcée, n'a pas d'enfants.

34 officier supérieur; court après les femmes; pédant; mariage malheureux, divorcé et remarié.

35 n'a pas d'enfants.

37 fait de la peinture.

38 et 39 jumelles bivétellines, homosexuelles, toutes les deux d'un caractère masculin, toutes les deux musiciennes.

40 bon musicien, mélancolique, trijumeaux avec 38 et 39; resté sans enfants. Sa femme est dans un asile d'aliénés.

42 égoïste, d'intelligence débile, restée sans enfants.

44 médecin, intelligent, mélancolique, mort de tuberculose.

47 théosophe, exaltée pathologique, ainsi que son mari ,pas d'enfants.

51 très mélancolique.

50 et 51 sont jumeaux.

53 musicienne.

54 mélancolique.

55 mélancolique.

56 avocat; mélancolique.

58 doué pour la peinture; homosexuel; marié à un certain âge; pas d'enfants.

60 avocat; a terminé ses études à grand' peine, n'est pas parvenu à se créer une position indépendante, mélancolique.

61 réservée, indolente, sans joie et sans intérêt pour la vie, mélancolique.

62 énergique, assez vivace et facilement excitée ,très gaie.

64 avocat.

En résumant, nous constatons donc que le F VIII contient:

5 personnes qui ont fait des études universitaires; 15 mélancoliques; 1 quérulant: 1 d'intelligence débile; 1 mène une vie dissolue; 8 artistiques; 1 s'est suicidé; 4 tuberculeux; 3 homosexuels; 5 excentriques.

Du groupe F IX nous ne savons pas grand' chose, comme nous l'avons dit déjà ci-dessus. En général ils sont encore trop jeunes. Voici pourtant quelque chose:

2 avocat.

4 légèrement mélancolique.

6 née sans radii.

8 officier supérieur.

9 officier supérieur.

11, 12, 13, 14, quatre jeunes filles un peu étranges, qui aimeraient bien se marier.

15 idiot, enfermé dans un asile d'aliénés.

16 maniaque.

17 très excentrique; fait de la peinture.

18 et 19 sont jumeaux.

20 et 21 sont jumelles.

23 plus ou moins alcoolique.

24 et 25 sont jumeaux.

25 plus ou moins alcoolique, fume beaucoup.

26 nature fermée, étrange.

29 et 30 sont jumeaux.

35 prend la vie de bonne part, déclassé.

40 mélancolique.

42 intelligent, entreprenant.

47 intelligent.

52 officier, intelligent.

59 intelligente.

62 tuberculeux.

Du F X disons seulement que le 4 est légèrement tuberculeuse. Pour le reste ce ne sont que de très jeunes enfants.

En résumant on peut dire que nous trouvons en cette famille; d'abord, pendant les 5 premières générations un grand nombre d'intellectuels, dont 5 sont professeur d'université. La plupart, les hommes comme les femmes sont intelligents. Dès le F IV cependant, nous trouvons des signes d'affaiblissement; deux hommes sont morts probablement de tuberculose. Dans le F V on trouve également qu'un des hommes, celui qui sera l'aïeul de la famille examinée, est mort de tuberculose. Cette maladie infectieuse ne cessera plus de faire ses victimes dans la famille. En outre nous voyons se manifester des anomalies psychiques, depuis les formes les plus légères comme l'excentricité et des façons plus ou moins étranges, jusqu'à des formes graves, comme la mélancolie, la démence maniaque-mélancolique et l'idiotie. On voit toutes sortes de transitions: pessimistes, neurasthéniques, quérulants. Que l'alcool demande aussi sa part, cela n'étonnera personne: on sait la tentation de l'alcool dans un état d'âme neurasthénique.

Les anomalies sexuelles ne sont pas rares non plus. On voit toutes sortes d'excès, hétérosexuelles comme homosexuelles. La coïncidence de l'abus de l'alcool, d'excès sexuels et d'anomalies psychiques, jointe à la tuberculose, a mené à une dégénération notable dans cette famille. Néanmoins, nous voyons encore de temps en temps se manifester le trait héréditaire de l'intelligence. Ainsi F VII 40 était déjà de bonne heure un professeur d'université connu; mais avec cela il était très pédant et il est mort de tuberculose et de diabète. A côté de l'intelligence on voit se manifester également une tendance artis-

tique; nous le voyons déjà avec F V 21. On voit des membres de cette famille cultiver la musique, la peinture comme la poésie et cela quelquefois avec un très grand succès, comme on le voit pour F VIII 12 et F VIII 40.

On comprend facilement que dans cette famille, où l'alcool, les excès sexuels et les anomalies psychiques jouent un si grand rôle, les mariages malheureux et les divorces ne manqueront pas.

Il est possible que le grand nombre de mariages restés sans enfants soit également une conséquence de cette dégénération de la famille. Dans les générations F VI, VII et VIII 13 des 63 mariages n'ont pas d'enfants, c.à.d. $26,6\% \pm 5,717$. A Rotterdam le pourcentage de mariages restés sans enfants est de $11,9\% \pm 0,4019$ pour le milieu social auquel appartient cette famille. Ainsi, quoique nous ne puissions (en vue du petit nombre de cas) pas exclure le hasard avec une certitude mathématique, il est pourtant très probable que le phénomène des mariages restés sans enfants ait ici une cause spéciale. Déjà pour le F V vous voyons se manifester le phénomène en 2 mariages.

Résumés en tables, les générations F VI, VII et VIII produisent ceci :

	F VI	F VII	F VIII	F VI— F VIII
doués		1		1
fait des études	3	5	5	13
dans un asile d'aliénés		2	1	3
mélancolique, maniaque ou quérulants	3	15	16	34
idiot ou d'intelligence débile.		3	8	11
excentrique			5	5
vie dissolue.		2	1	3
artistiques		3	8	11
suicide.	1	2	1	4
homosexuels	1	1	3	5
tuberculose.	2	4	4	10
sans enfants	1	6	6	13

Un autre phénomène intéressant est le grand nombre de jumeaux; même y a-t-il un cas de trijumeaux dans la famille. Il y a

	naissances simples	naissances multiples
F VII	39	1
F VIII	52	2
F IX	62	5
F VII—F IX . . .	153	8

De ces 8 derniers 4 descendent de F VI 4,3 de F VI 10. Les aïeux de tous ceux-ci sont F V 21 et sa femme. Dans la famille de cette dernière nous n'avons pas trouvé de jumeaux. Il y a bien 2 cas de jumeaux parmi la descendance de F V 16 (cf. ci-dessous).

Nous avons donc que sur 160 naissances il y a 8 de multiples; c'est $5\% \pm 1,722$, tandis que le pourcentage pour tout le pays est pour la période de 1923—1932 de $1,34\% \pm 0,008527$.

Nous avons bien le droit d'admettre ici une cause spéciale du phénomène des naissances multiples. On peut se demander si ce phénomène a une importance significative par rapport à la dégénération qu'on voit se manifester dans cette famille. On admet en général qu'à mesure qu'un animal est supérieur philogénétiquement, les naissances multiples se font plus rares; c.à.d. qu'on peut considérer ces naissances multiples comme un atavisme. Ceci comporte qu'on doit trouver une augmentation successive de la fréquence des naissances multiples à mesure qu'on descend en sens phylogénétique. Pourtant, c'est avec raison que von Verschuer fait observer que selon les investigations de Fischer, il n'y a pas de naissances multiples chez les singes anthropoïdes, autant qu'on sache. Seulement chez les catégories de singes les plus éloignés de l'homme, il y a souvent des naissances de 2 ou 3 petits à la fois. Si la disposition héréditaire de produire des naissances multiples manque également chez les aïeux communs des hommes et des singes, alors nous devons la considérer comme disposition acquise nouvellement (ou acquise une seconde fois?) de l'espèce humaine (von Verschuer). Que le phénomène des naissances multiples repose sur l'atavisme, cela n'est donc pas prouvé. Alors peut-on le considérer comme un phénomène de dégénération? Ceci n'est pas d'accord avec le phénomène des mariages restés sans enfants qu'on voit se manifester dans la famille. On ne connaît pas de publications sur les naissances multiples comme phénomène

de dégénération. Il est peut-être possible de l'établir au moyen de statistique en cherchant la corrélation entre les naissances multiples et des phénomènes de dégénération. Néanmoins, l'explication de ce fait restera difficile.

Les descendants du F IV 3 et F IV 11 sont connus également, comme on le voit dans les tables 3 et 4. La descendance se compose ainsi :

	F IV 3		F IV 11		
	M	F	M	F	Sexe inconnu
F V	8		1	1	
F VI	2	3	9	2	
F VII	2	2	17	6	2
F VIII. . . .	4	5	26	24 ¹⁾	
F IX	2	4	9	14	
F X	2	1			

De ces générations nous savons que F V 5 et 8 étaient des professeurs d'université. A côté de personnes intelligents nous trouvons aussi beaucoup d'arriérés mentaux et de déments. Il nous a été impossible d'en obtenir des données exactes. Il est intéressant de remarquer encore que la génération F VIII qui descend de F IV 11, compte deux cas de jumeaux.

Ici également beaucoup de mariages restent sans enfants, comme on le voit ci-dessous :

	F IV 3		* F IV 11	
	nombre total des mariages	dont sans enfants	nombre total des mariages	dont sans enfants
F V	2		2	1
F VI	2	1	7	3
F VII	3		9	1
F VIII.	5	2	8	2
F V—F VIII .	12	3	26	7

¹⁾ dont 2 cas de jumeaux du même sexe.

En total donc 38 mariages dont 10 restés sans enfants; c'est 26,3% $\pm 7,225$. Si nous comparons ces chiffres à ceux des autres branches de la famille, nous obtenons un pourcentage de mariages resté sans enfants:

pour une population correspondante à Rotterdam	pour F V 21	pour F IV 3 + 11
1,9 $\pm 0,4019$	20,6 $\pm 5,717$	26,3 $\pm 7,225$

Nous voyons donc dans ces 2 dernières branches ensemble un nombre encore plus grand de mariages sans enfants. Les aïeux communs de F IV 3 + 11 et F V 21 sont F II 5 et sa femme. Si le fait de tant de mariages sans enfants implique la dégénération et finalement l'extinction d'une famille, ce facteur héréditaire devra déjà se trouver en F II 5 et (ou) sa femme, bien que ce n'est que 3 générations après, autant qu'on sache, que se montrent les premières manifestations; à moins que la tuberculose, dont ont probablement souffert F IV 10 et 14, ne soit déjà un indice en cette direction.

Il y a encore un autre fait sur lequel nous voulons tirer l'attention: c'est la proportion des sexes.

Si à partir des aïeux nous prenons tous les descendants réunis jusqu'à F VII inclusivement et si nous comparons ceux-ci aux 3 générations suivantes nous obtenons:

	Chiffres absolus			Pourcentages		
	M	F	Total	H	F	Total
P—F VII. .	105	61	166	63,3 $\pm 3,74$	36,3 $\pm 3,74$	100
F VIII—F X	120	129	249	48,2 $\pm 3,15$	51,8 $\pm 3,15$	100

Ceci est un résultat intéressant. Car nous avons ici un très grand nombre d'hommes dans les 7 premières générations, beaucoup plus grand qu'on ne le trouve pour la population générale. Car selon le recensement de la population de 1930 le pourcentage d'hommes en Hollande est de 49,7 $\pm 0,01775$. Dans les 3 dernières générations nous avons un pourcentage un peu moindre que le pourcentage moyen en Hollande, ce qui cependant, tenant compte avec la dévia-

tion due au hasard, ne diffère pas sensiblement du pourcentage de la population en général.

Si nous subdivisons les groupes de générations, nous trouvons comme pourcentage des hommes et des femmes:

	Chiffres absolus		Pourcentages	
	M	F	M	F
P—F II	13	8	61,9 ± 10,6	38,1 ± 10,6
F III—F V . .	29	22	56,9 ± 6,98	43,1 ± 6,98
F VI	19	7	73,1 ± 8,7	26,9 ± 8,7
F VII	44	24	64,7 ± 5,8	35,3 ± 5,8
F VIII	56	60	48,2 ± 4,64	51,8 ± 4,64
F IX—F X . .	64	69	48,1 ± 4,33	51,9 ± 4,33

Ceci démontre que le revirement se fait subitement de F VII à F VIII. Maintenant on se demande quelle en est la cause ou bien qu'est-ce que cela signifie. Et encore une fois la question s'impose de savoir si c'est en rapport avec la dégénération de la famille, si c'est donc un phénomène de dégénération. Nous savons qu'à la naissance les garçons sont plus faibles que les filles. Ceci se montre en une mortalité au dessous d'un an plus grande chez les garçons. Parmi les morts-nés également le pourcentage des garçons est beaucoup plus grand que celui des filles; en partie seulement ce plus grand pourcentage s'explique par les plus grands périls auxquels sont exposés les garçons au moment de la naissance étant un peu plus lourds. Pour les fausses couches également le surplus des garçons est considérable. Les chiffres pour la Hollande sont:

Mortalité au dessous d'un an (1928—1932) par 100 enfants nés-vivants		pourcentage de morts-nés de toutes les naissances (1928—1932)	
M	F	M	F
5,8	4,8	2,64	2,34

Le surplus des garçons en Hollande est de 106,2 pour les nés-vivants et de 120,5 pour les morts-nés, le tout pour les années 1928—1932. J'ai trouvé ailleurs que la cause mécanique est tout au plus en

Genetica XVI

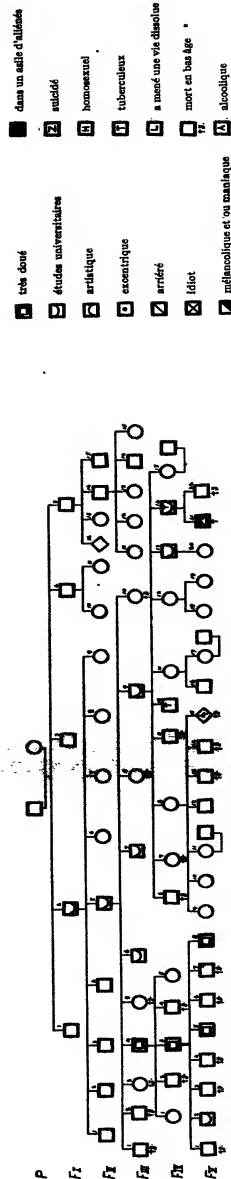


Fig. 1

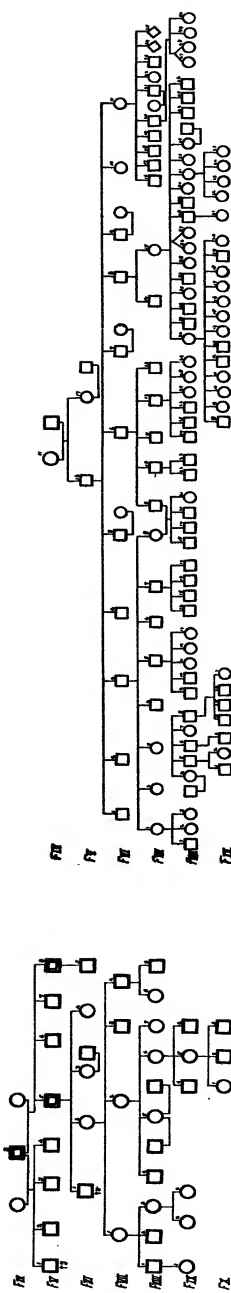


Fig. 2

Fig. 3

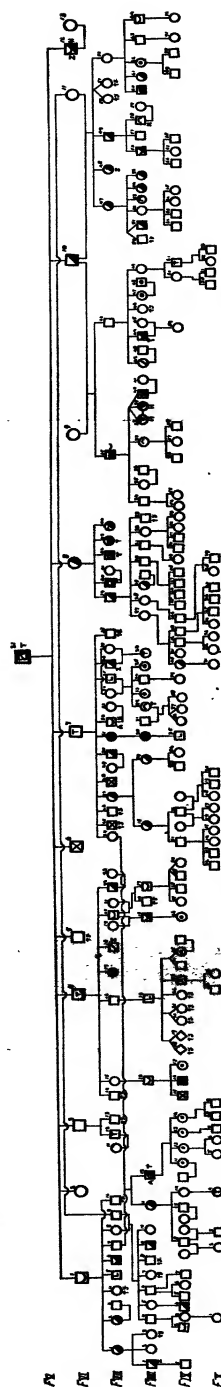


Fig. 4

25% des cas la cause du décès chez les morts-nés. Pour les autres cas (au moins 75%) il faut donc admettre une cause biologique. Auerbach a trouvé à Budapest un surplus de garçons de 156,4 sur 7702 fausses couches pour les années 1903--1905. Ces chiffres sont conformes à ce qu'ont trouvé Freudenberg, Prinzing et d'autres. Ces chiffres appuient donc la théorie que le fruit masculin est moins fort que le féminin.

Ainsi, lorsque la dégénération devient manifeste dans une famille, ce sera le fruit masculin, étant le plus faible, qui en souffrira le premier. Des fruits masculins mourront donc de bonne heure et disparaîtront comme fausses couches. (Quant à la famille Q., on ne sait rien des fausses couches). Par conséquent un plus grand pourcentage de fruits féminins atteindront le terme de la grossesse, donc naîtront vivantes. Mais en cas de dégénération l'éventualité de la conception d'un fruit masculin sera probablement moindre que celle d'un fruit féminin. Car si le fruit masculin est plus faible que le fruit féminin, le spermatozoïd avec le chromosome Y doit être plus faible que celui avec le chromosome X. Ainsi, lorsque le premier s'unit avec l'ovule, il y aura un fruit masculin; si c'est le dernier, ce sera un fruit féminin. Ce sont les chromosomes Y et X qui font la différence. Cette éventualité de conception moindre pour les masculins sera aussi une raison pour modifier la proportion des garçons et des filles en faveur des filles. Il se peut donc très bien que le changement des rapports parmi les sexes soit une conséquence de la dégénération de la famille; en d'autres mots, qu'il en est la manifestation.

Nous avons donc devant nous une famille, où, à côté de talents, se manifestent depuis quelques générations des phénomènes de dégénération sous plusieurs formes: anomalies psychiques (démence, débilité mentale, idiotie), alcoolisme, excentricité, mariages restés sans enfants, etc. Une autre forme se trouve dans l'augmentation du nombre de descendants féminins par rapports aux masculins. Vu le rapport de ces anomalies, il est possible que l'homosexualité soit également un phénomène de dégénération.

La Haye, van Alkemadeaan 350.

Avril 1934.

DIFFERENZMETHODE UND GEBURTENFOLGE BEI ZWILLINGEN

(nebst einem Anhang über den mittleren Fehler der
Geburtenfolgenummer)

von

Dr. WILHELM WEINBERG
in Tübingen

(*Manuskript eingegangen am 10. Mai 1934*)

Mit 1 Tabelle

Schon 1901 (A.f. Physiol. 88) habe ich eine Methode angegeben, die dazu dienen soll, die Eigenschaften der ein- und zweieiigen Zwillinge und ihrer Familien zu unterscheiden, die sogenannte Differenzmethode. Sie besteht darin, dass man die Urzahlen für zweieiige als doppelt so gross wie die für die Pärchen behandelt und dementsprechend die Urzahlen der bei gleich- und ungleichgeschlechtlichen Zwillingen unterschiedenen Merkmale von einander abgezogen und durch den Unterschied der Zahlen für die Zwillinge selbst dividiert werden, indem man diesen Unterschied als Zahl der eineiigen Zwillinge auffasst. Nachdem neuerdings an die Stelle der Zwei- und Eineiigen die Unterscheidung der identischen und nichtidentischen Zwillinge getreten ist — wobei die Berechtigung dieser Aenderung hier weiter nicht beurteilt werden soll — erweist es sich als angebracht, die Differenzmethode auf dieselbe Unterscheidung umzustellen, ohne dass man sich damit unbedingt und endgültig festlegt, da ja die Pärchen nach wie vor durchweg als nichtidentisch gelten können.

Die Methode hat einen systematischen Fehler, insofern sie die Häufigkeit der eineiigen oder identischen Zwillinge um etwa $\frac{1}{2}\%$ zu hoch angibt. Dieser Fehler beruht darauf, dass die Zahl der Knaben- und Mädchengeburten sich nicht wie 1 : 1, sondern wie $p : q = 51,5 : 48,5\%$ verhält. Infolge dessen ist die Erwartung gleichge-

schlechtlicher Zwillinge, $p-q$ grösser als $2pq$, die Erwartung ungleichgeschlechtlicher Zwillinge, so dass unter den nichtidentischen Zwillingen das Verhältnis etwa wie 50,045 : 49,955 und die Zahl der nichtidentischen Zwillinge etwas grösser als die doppelte Zahl der Pärchen ist, nämlich $\frac{100}{49,955}$ oder das 2,002 fache der Pärchenzahl beträgt.

Die Wirkung dieses Systemfehlers lässt sich ausschalten, indem man die Zahl der Nichtidentischen $= \frac{P}{pq}$ setzt, wenn P die Zahl der Pärchen bedeutet. Praktisch kann er, wie auch im Folgenden, vernachlässigt werden. Die Methode ist aber praktisch nur dann genau, wenn die Pärchen mit ihrer relativen Häufigkeit in dem zu untersuchenden Kollektiv nur unwesentlich von dem Verhältnis für die Population abweichen, das für jedes Volk verschieden ist und in den germanischen Ländern etwa 37,5% beträgt. Grössere Abweichungen könnten ja schliesslich zu dem unmöglichen Ergebnis führen, dass die Nichtidentischen an Häufigkeit die Gesamtheit aller Zwillinge überschreiten und die identischen Zwillinge eine negative Häufigkeitsziffer erhalten. Deshalb ist bei der Verwertung klinisches Materials, dessen repräsentativer Charakter in Bezug auf die Pärchenzahl nicht nachprüfbar ist, Vorsicht geboten und auf grosse Zahlen unbedingter Wert zu legen. Dementsprechend habe ich auch das Verfahren DAHLBERGS abgelehnt, der aus Statistiken von etwas 20 Fällen selbst Schlüsse über Vererbung bei ein- und zweieiigen Zwillingen ziehen zu können glaubte. In dem von mir verwerteten Material aus Stuttgart, das bei einer vollständigen Auszählung 32,2% Pärchen für die Population ergab, spiegelt sich diese Ziffer mit 31,7% unter 880 auf Vererbung untersuchten und mit 32,9% auf 1112 auf die Geburtenfolgenummer untersuchten Zwillingsgeburten ziemlich genau wieder.

Die Frage nach dem mittleren Fehler der Methode ist von mir nur gelegentlich gestreift worden, da der Krieg und seine Folgen die Bearbeitung dieser Frage hinter Wichtigerem zurückzustellen geboten. Rein intuitiv habe ich ihn aber in Berlin 1927 als doppelt so gross bezeichnet wie bei der gewöhnlichen Berechnung. (Cg. f. Vererb. Wissenschaft).

Ist in einem Kollektiv die Zahl der ungleichgeschlechtlichen Zwill-

linge = $P \pm dp$ und dementsprechend die der gleichgeschlechtlichen = $G \mp dp$, wenn dp die mittlere Abweichung bezeichnet, so erhält man als Identiker die Zahl = $G - 2P \mp 2dp$.

Auch die übliche Ableitung des mittleren Fehlers durch Verrechnung der einzelnen Möglichkeiten führt zu diesem Ergebnis: Sind in einer Population je relativ a ungleich und $1-a$ gleichgeschlechtlichen Zwillingsgeburten, und stellt n die Gesamtzahl der Zwillingsgeburten dar, und $w = x^n a^x (1-a)^{n-x}$ die Wahrscheinlichkeit einer Pärchengeburt, und setzt man die nichtidentischen Geburten gleich der doppelten Pärchenzahl, so erhält man als Summe aller Fehlerquadrate

$$\begin{aligned} M^2 &= \sum_x n a^x (1-a)^{n-x} \binom{2x}{n}^2 - (2a)^2 \\ &= \frac{4n(n-1)a^2}{n^2} \sum_x \binom{n-2}{x-2}^2 (1-a)^{n-x} + \\ &\quad + \frac{4na}{n^2} \sum_x \binom{n-1}{x-1} a^{x-1} (1-a)^{n-x} - \frac{4n^2 a^2}{n^2} \\ &= \frac{4a(1-a)}{n} \text{ nul sonst} \\ M &= \pm 2 \frac{(1-a)}{n} \\ &\text{statt } \pm 1 \cdot \sqrt{\frac{a(1-a)}{n}} \end{aligned}$$

da die Posten hinter Σ je gleich 1 und $a^2 = \frac{n^2 a^2}{n^2} = \frac{n(n-1)a^2}{n^2} + \frac{na^2}{n^2}$

sind was zu gegenseitiger Aufhebung je eines Postens und Vereinfachung des Ergebnisses führt. Den mittleren Fehler gleich der Quadratwurzel aus der Summe der Fehlerquadrate einer Differenz zu berechnen, wie üblich, wäre falsch. Begrifflich ist ja auch die Differenz der Messungen eines und desselben Objektes etwas anderes als die Differenz zweier verschiedener Werte.

Wir erläutern die Methode an einer Untersuchung über den mittleren Fehler der Geburtenfolgenummer. Dieser ist bei n Sippschaften von der Grösse k gegeben durch $M^2 = \sum \frac{n^k(k^2-1)}{n(n-1)4.3}$.

Weiterhin ist bereits festgestellt, dass der Einfluss des Alters und der Geburtenfolge sich bei Pärchengeburten weit stärker auswirkt, als bei gleichgeschlechtlichen Zwillingen (WEINBERG 1909, DAHLBERG 1926). Aber ungelöst war die Frage, ob dieses summarische Ergebnis auch für Kinder gleichen Stammes gilt. Diese Frage wurde in Zeitschr. f. Abstammungs- und Vererbungslehre, Bd 65 und 66 an insgesamt 1112 Zwillingseburten aus Stuttgart untersucht.

Es ergab sich für

	Summe der Geburtenfolge- nummern	Durchschnitt- liche Geburten- folgennummer	Erwartung: $\sum n_k \left(\frac{k+1}{2} \right)$	Summe der Fehlerquadrate	Divisor	Somit mittlerer Fehler
746 Geburten gleichgeschlechtlicher Zwilling	2648	3,55	3,41	2868,65	746,745	$\pm 0,07$
366 Geburten ungleichgeschlechtlicher Zwilling	1414	3,86	3,60	1534,17	366,365	$\pm 0,11$

Die Abweichungen betragen mit

a) 0,14 das 2,00 fache

b) 0,26 „ 2,36 „ d. mittleren Fehlers,

die bei den Pärchen ist also grösser. Die Differenzmethode würde für die Identiker eine Geburtenfolgennummer = 3,25 der Erfahrung

gegen 3,21 der Erwartung $\left(\frac{2648 - 1414}{746 - 366} \right)$ gegen $\left(\frac{2546,5 - 1326,5}{746 - 366} \right)$

ergeben.

Statt $\left| \frac{2868,63 - 1534,17}{283 - 379} \right| = 0,096$ muss man $2 \cdot 0,096 = 0,192$

als mittleren Fehler nehmen, während der Ueberschuss der Erfahrung über die Erwartung nur 0,04 beträgt, also wesentlich innerhalb dieser Grenze liegt. Wenn nun auch die übliche Grenze bei den Pärchen, also das 3 fache des mittleren Fehlers, nicht voll erreicht wird, so spricht dieses Ergebnis doch dafür, dass bei den nicht identischen Zwillingen die Ueberschreitung der Geburtenfolgennummer wesentlich stärker ist, als bei den identischen. Als Ursache dieses Ueberschusses

habe ich den Umstand bezeichnet, dass Zwillingsgeburten eine Abkürzung der weiteren Fruchtbarkeit teils aus pathologischen, teils aus ökonomischen Ursachen erfahren, und deshalb häufiger in der 2. Hälfte der Fruchtbarkeitsperiode erscheinen. Bei den identischen Zwillingen ist die Sterblichkeit vor der Geburt und wohl auch im ersten Lebensjahr erhöht, man versteht es also, wenn das ökonomische Motiv der Fruchtbarkeitseinschränkung nach solchen Zwillingsgeburten eine geringere Rolle spielt, als bei nichtidentischen.

Immerhin ist die weitere Nachprüfung dieser Verhältnisse an noch grösserem Material notwendig, und die familienstatistische an Stelle der massenstatistischen Methode erweist sich hier als zweckmässig.

LITERATUR

- WEINBERG. Arch. f. Physiol. Bd. 88, 1901; Zeitschr. f. Geb. u. Gyn. Bd. 65, 1909; Zf. indukt. Abst. u. Vererb. Lehre B 65 und 66, A. f. Rass. u. Ges. Biologie 1909; A. f. Gyn. B. 133; Meth. u. Technik der Statistik, Hdb. der soz. Ges. pfl. Bd. I 1925.
- DAHLBERG. Stockholm 1926.
- OREL. Arch. f. Gyn. 129.

ANHANG

Ableitung der mittleren Fehlers der Geburtenfolgenummer.

Haben wir eine rein zufällige Verteilung der Geburtenfolgenummern vor uns, so ist bei Sippschaft-Grosse k anzunehmen dass je 1 mal die Geburten-

folgenummer 1 bis k beträgt, durchschnittlich also $\frac{1}{k} \sum_{i=1}^k i = \left(\frac{k+1}{2} \right)$.

Die Varianz ist also gegeben durch $M = \frac{1}{k} \sum_{i=1}^k i^2 - \left(\frac{k+1}{2} \right)^2$

Nun ist $\sum x^2 = \frac{(2k+1)(k+1)k}{3 \cdot 1}$; daher $M^2 = \frac{(2k+1)(k+1)k}{3!} - \left(\frac{k+1}{2} \right)^2 =$

$$\frac{(k+1)[2(2k+1) - 3(k+1)]}{4 \cdot 3} = \frac{(k+1)k(k-1)}{12}$$

und bei n_k Sippschaften ist die Summe der Fehlerquadrate $= \sum n_k \frac{(k^2-1)}{12}$.

Addiert man die Summen der Fehlerquadrate für $k = 1$ bis $k = n$

so ergibt sich somit $M_1^2 = \frac{\sum n_k \frac{k^2-1}{12}}{\sum n_k \sum n_k - 1} = \frac{1 \sum n_k (k^2-1)}{kn(n-1)}$ wenn $\sum n_k = n$.

Nebenbei bemerkt ergibt sich $\sum_{i=1}^k x^2 = \frac{\binom{k+x}{3} + \binom{k+1}{3}}{2} = \frac{(k+1)k(2k+1)}{2 \cdot 3}$.

Die Tafel der mittleren Fehler für jede Sippschaftsform ergibt sich für eine Sippschaft aus diesen Formeln wie folgt:

TABELLE. Berechnung des mittleren Fehlers der Geburtenfolge
bei a) 70 Zwillingspaaren ungleichen Geschlechts
und bei b) 119 „ „ gleichen „

a)					b)		
Sipp- schafts- grösse	Paare mit neben- stehender Sippschafts- grösse	Quadrate des mittleren Fehlers pro Paar	Erwartungs- mäßige Ordnungs- ziffern	Summe der Quadrate des mittleren Fehlers	Paare mit neben- stehender Sippschafts- grösse	Summe der Quadrate des mittleren Fehlers	Erwartungs- mäßige Ordnungs- ziffern
1	2	0	2 · 2 = 2	2 · 0 = 0	1	1 · 0 =	1 · 1 = 1
2	7	0,25	7 · 1,5 = 10,5	7 · 0,25 = 1,75	6	6 · 0,25 = 1,50	6 · 1,5 = 9
3	6	0,667 = $\frac{2}{3}$	6 · 2 = 12	6 · 0,61 = 4	9	9 · 0,67 = 6	9 · 2 = 18
4	3	1,25	3 · 2,5 = 7,5	3 · 1,25 = 3,75	13	13 · 1,25 = 16,25	13 · 2,5 = 32,5
5	8	2	8 · 3 = 24	8 · 2 = 16	13	13 · 2 = 26	13 · 3 = 39
6	3	2,917	3 · 3,5 = 10,5	3 · 2,92 = 8,75	7	7 · 2,92 = 20,44	7 · 3,5 = 24,5
7	8	4	8 · 4 = 32	8 · 4 = 32	10	10 · 4 = 40	10 · 4 = 40
8	3	5,25	3 · 4,5 = 13,5	3 · 5,25 = 15,75	17	17 · 5,25 = 89,25	17 · 4,5 = 76,5
9	6	6,667	6 · 5 = 30	6 · 6,67 = 40	12	12 · 6,67 = 78	12 · 5 = 60
10	10	8,25	10 · 5,5 = 55	10 · 8,25 = 82,50	14	14 · 8,25 = 115,50	14 · 5,5 = 77
11	3	10	3 · 6 = 18	3 · 10 = 30	6	6 · 10 = 60	6 · 6 = 36
12	6	11,927	6 · 6,5 = 39	6 · 11,92 = 71,50	4	4 · 11,92 = 47,68	4 · 6,5 = 26
13	2	14	2 · 7 = 14	3 · 14 = 42	2	2 · 14 = 28	2 · 7 = 14
14	1	16,25	1 · 7,5 = 7,5	1 · 16,25 = 16,25	4	4 · 16,25 = 65	4 · 7,5 = 30
15	1	18,667	1 · 8 = 8	1 · 18,67 = 18,67	—	—	—
16	1	21,25	1 · 8,5 = 8,5	1 · 21,25 = 21,25	1	1 · 21,25 = 21,25	1 · 8,5 = 8,5
17	—	24,00	—	—	—	—	—
Summe 70	—	—	290,0	404,17	119	614,87	492,0

Summe der empirischen { a) 70 Paare 333
„ „ Ordnungsziffern { b) 119 „ 529

NOUVELLES RECHERCHES EXPÉRIMENTALES SUR LES BARRAGES SEXUELS DE LENZITES BETULINA. (L.) FR.

par

RENÉ VANDENDRIES, D. Sc.

(Reçu pour la publication le 11 mai 1934)

Avec 8 figures

1. INTRODUCTION

Au cours de recherches qui s'étendent sur un lot nombreux de *Basidiomycètes*, nous avons pu constater que l'apparition des barrages sexuels, déjà signalés chez quelques espèces, n'est pas un phénomène généralement répandu et que parmi les champignons qui en fournissent, il en est très peu où le caractère est assez marqué pour qu'il se prête à une analyse rigoureuse ²⁾. A ce point de vue, *Lenzites betulina*, déjà mentionné par nous ³⁾, reste un objet de prédilection, les barrages que ce champignon produit atteignant des dimensions telles que toute cause perturbatrice du phénomène doit y engendrer des effets susceptibles d'investigations expérimentales.

¹⁾ Ce travail a été exécuté à l'aide d'un matériel fourni par le Fonds national de la Recherche scientifique de Belgique.

²⁾ Durant la rédaction de cet ouvrage, nous est parvenu le mémoire de S. R. ROSE sur la sexualité de *Polyporus ostreiformis* et de *Polystictus hirsutus*. L'auteur y reproduit, en photographie, une culture mixte de *P. ostreiformis* où existe une démarcation plus ou moins nette entre les haplontes confrontés. Nous estimons que pareil objet n'est pas comparable avec les photographies des barrages publiés dans le présent ouvrage et nous sommes d'accord avec l'auteur pour admettre qu'un tel matériel ne permet pas d'établir une relation de même ordre que celle qui est défendue dans notre publication.

³⁾ R. VANDENDRIES et H. J. BRODIE. Nouvelles investigations dans le domaine de la sexualité des Basidiomycètes ... „La Cellule", tome XLII, fasc. 2, 1933.

Parmi le matériel d'étude que nous devons à l'obligeance de nos confrères mycologues, nous disposions au mois d'octobre 1933, de plusieurs sporées de *Lenzites betulina*, provenant de souches différentes. Nos recherches antérieures, limitées à l'étude d'une seule sporée, nous avaient donné des résultats que nous désirions vivement contrôler sur du matériel nouveau, avec l'espoir d'élucider diverses questions en suspens.

Tout d'abord, la faculté de fournir d'énormes barrages tels que nous en avons observés, est-elle fonction nettement spécifique? Dans les nouveaux barrages qui apparaîtront éventuellement, pourrions nous confirmer les théories concernant le rôle des facteurs sexuels?

Que donneront les confrontations d'haplontes appartenant à des souches étrangères l'une à l'autre?

Aurons-nous l'occasion d'approfondir la cause intime du phénomène du barrage?

Autant de questions auxquelles la mise en observation de nos nouvelles sporées permettra peut-être de donner une réponse satisfaisante.

Les recherches effectuées ont fourni réponse aux trois premières questions. Quant aux expériences destinées à mettre en lumière la nature exacte du barrage sexuel, elles furent arrêtées par une cause indépendante de notre volonté, l'âge même de nos cultures qui au bout de deux mois, n'ont plus réagi pour produire des barrages. Ce vieillissement précoce, qui frappe aussi les spores conservées, nous a forcé de surseoir à nos essais et de remettre à plus tard, sur matériel frais, les expériences projetées.

2. ANALYSE D'UNE SPORÉE DE HIRMERWALD

La sporée en question a été fournie par M. HUBER, de Wiener-Neustadt, qui l'a recueillie lui-même d'un carpophore croissant sur *Betula*, dans le Hirmerwald, près Sauerbrunn, Burgenland, aux environs de Vienne. Nous en avons isolé 24 haplontes en procédant à des semis sur disques d'agar.

Les spores germent normalement à la température de 24° C et donnent des haplontes qui croissent avec rapidité et peuvent être repiqués sur milieu frais au bout de six jours.

Ces haplontes ont été confrontés deux à deux et nous ont donné les résultats mentionnés au tableau I.

	ab							a'b					a'b		ab									
	1	3	4	6	7	14	18	2	13	15	16	17	9	10	5	8	11	12	19	20	21	22	23	24
ab	1							+	+	+	+	+		
	3							+	+	+	+	+			.	.	?
	4							+	+	+	+	+		
	6							+	+	+	+	+		
	7							+	+	+	+	+		
	14							+	+	+	+	+		
a'b	18							+	+	+	+	+		
	2	+	+	+	+	+	+						.	.										
	13	+	+	+	+	+	+						.	.										
	15	+	+	+	+	+	+						.	.										
	16	+	+	+	+	+	+						.	.										
	17	+	+	+	+	+	+						.	.										
ab	9									+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	10									+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	5						+	+										
	8						+	+										
	11	.	?						+	+										
	12						+	+										
a'b	19						+	+										
	20						+	+										
	21						+	+										
	22						+	+										
	23						+	+										
	24						+	+										

TABLEAU I

Dans ce tableau, les + représentent des confrontations fertiles, caractérisées par l'apparition de mycélium diploïde à anses d'anastomose. Fixés à la liqueur de BOVIN et colorés à l'hématoxyline, quelques-uns de ces mycéliums, pris au hasard, ont montré qu'ils étaient constitués de cellules à dicaryon. Aucune de nos cultures n'a produit de carpophores, fait déjà mentionné dans notre précédent mémoire. Cette lacune n'incrimine en rien les résultats mathématiques de nos analyses.

Les . désignent les confrontations à barrage caractéristique. Le

seul signe ? du tableau doit être interprété comme un barrage très étroit qui n'accuse pas une largeur plus grande que celle des barrages étroits dont il sera question plus tard.

Nous avons confronté sur des disques d'agar, en boîtes de PETRI, une collection d'haplontes empruntés à notre collection, pour mettre en évidence les résultats obtenus dans nos tubes et nous permettre d'obtenir sur une seule photographie, un groupe de confrontations.

La photo 1 reproduit les résultats de la confrontation de six haplontes de formule sexuelle ab avec six haplontes de forme ab' . Les numéros des individus en cause correspondent à ceux du tableau 1, et dans le choix des sujets nous avons simplement suivi l'ordre d'après lequel ils sont rangés dans ce tableau. Tout autre arrangement, respectant l'opposition des formes ab et ab' , eut donné les mêmes résultats.

La reproduction photographique, comme toutes celles qui figurent dans cet article, est réduite à environ la moitié du diamètre naturel, de sorte qu'en réalité les barrages qu'on y observe sont larges d'au moins 7 mm et présentent la forme caractéristique que nous leur avons reconnue précédemment.

La photo 2 montre les confrontations des deux haplontes de forme $a'b$ avec trois congénères de formule $a'b'$. Les magnifiques barrages obtenus dépassent en largeur tous ceux que nous avons pu nous procurer jusqu'ici. Ils sont, comme les précédents, plus larges dans les régions qui correspondent aux centres d'inoculation.

Les deux cultures ont été photographiées après un séjour de trois semaines sous une cloche à atmosphère humide, et elles ont conservé indéfiniment l'aspect qu'elles présentaient au moment de la prise d'épreuve.

Les deux documents photographiés démontrent donc que les barrages sexuels apparaissent dans les confrontations entre individus de forme ab et ab' d'une part, de formule $a'b$ et $a'b'$ d'autre part.

Que donneront les autres confrontations?

La photo 3, où les haplontes sont rangés de façon à opposer entre eux des individus de même forme, prouve que pareilles confrontations ne laissent que de légères *d é m a r c a t i o n s* qui vont s'atténuant avec l'âge des cultures et qui n'indiquent que des effets de *m é t a b o l i s m e* dans le lotissement d'un milieu nutritif où les partenaires se disputent une même surface de développement.

Par contre, entre 14 et 5, d'une part, et entre 20 et I, d'autre part, répondant respectivement aux constitutions factorielles ab et ab' , les facteurs sexuels interviennent pour engendrer des *barrages* de même nature que ceux reproduits dans les photos 1 et 2. Inutile d'insister sur la valeur démonstrative de cette pièce. Les effets de démarcation enregistrés dans cette photo sont généraux; nous les attribuons à des causes métaboliques et nous les avons observés dans un grand nombre de cultures des nombreuses espèces qui ont fait l'objet de nos recherches. Elles sont donc indépendantes de toute cause factorielle.

Ces mêmes démarcations sont encore visibles dans la photo 4, qui reproduit une culture où nous avons opposé, à gauche, des haplontes de formule sexuelle ab' et $a'b'$, à droite, des formes $a'b$ et ab , constellations qui ne donnent naissance qu'à des effets de démarcation plus ou moins accusés, mais toujours d'un caractère irrégulier et fugace. Entre 12 et 9, comme entre 2 et 7, se trouvaient réalisées les conditions voulues pour qu'une *conjugaison* s'accomplisse. Elle s'est faite en effet, produisant du mycélium diploïde et amenant entre 2 et 7 une fusion intime qui a fait disparaître une séparation initiale, laquelle persiste entre 19 et 9. Il est incontestable que les frontières plus ou moins accusées entre les individus de facteur commun b ou b' ne sont pas comparables aux effets frappants observés dans les confrontations des photos 1 et 2, et qu'elles répondent plutôt aux démarcations reproduites dans la photo 3.

Dans notre précédent mémoire sur le même sujet nous avons signalé que les facteurs sexuels qui entrent dans la constitution d'un mycélium diploïde conservent, soit à l'égard d'un haplonte libre, soit à l'égard des facteurs sexuels d'un autre diploïde de la même espèce, leur faculté de produire des *barrages*, du moment que sont réalisées les conditions factorielles qui viennent d'être mises en lumière.

La photo 5 en donne la démonstration. Y sont reproduites les confrontations d'une série de diplontes de forme $(ab + a'b')$ avec une série d'opposants de la collection ab' . La régularité même de la distribution des organismes sur la surface du disque prouve déjà qu'il y a une interaction manifeste d'un autre ordre que celui qui caractérise les démarcations non sexuelles. Bien mieux, les *barrages*

ges sont très visibles, moins larges, sans doute, qu'entre haplontes libres, mais toutefois bien nets, dûs, à notre avis, à l'influence réciproque des groupes factoriels ab et ab' .

Ils sont tout aussi bien formés dans les confrontations entre diplontes dont les constitutions factorielles sont différentes. La photo 6 reproduit la confrontation de diplontes ($ab + a'b'$) et ($a'b + ab'$). L'action des facteurs ab sur ab' d'une part, celle des facteurs $a'b'$ sur $a'b$, d'autre part, expliquent les barrages qu'on y observe. Sauf entre (9 + 11) et (6 + 16) où le barrage prend les allures que nous lui avons reconnues dans les photos I et 2, ces confrontations ne donnent pas ce que nous avons observé dans nos premières recherches; les séparations entre les cultures sont moins accusées que celles déjà reproduites et en certains endroits on remarque une tendance manifeste des individus diploïdes à se confondre. Il n'en est pas moins acquis qu'un barrage peut se produire entre diplontes issus d'une même sporée initiale. L'exubérance des végétations diploïdes ne parvient pas à surmonter, dans ce cas, le phénomène antagoniste qui exige leur écartement.

Toute autre est l'allure d'une culture d'individus diploïdes de même constitution factorielle. Dans ce cas les organismes confrontés croissent librement l'un dans l'autre et au bout de peu de temps, la plaque entière n'est qu'un tapis presque uniforme de végétation blanche et drue où les frontières entre constituants se dissipent rapidement.

3. SIGNALONS ICI QUELQUES NOTES DE NOS REGISTRES QUI MÉRITENT UNE MENTION SPÉCIALE PARCE QU'ELLES CORRESPONDENT À DES FAITS QUI VONT CONDUIRE À DE NOUVELLES RECHERCHES

La confrontation 1×2 , qui doit donner du mycélium diploïde, présente, a u d é b u t, un barrage régulier, étroit, mais bien caractérisé. Ce barrage se remplit à la longue de mycélium haploïde et diploïde. La même observation a été faite pour les confrontations fertiles 1×13 , 3×13 , 3×15 , 3×16 , 3×17 , 4×13 , 4×15 , 4×16 , 4×17 , toutes les combinaisons fertiles où 9 est intéressé, bien d'autres encore. Par contre des cultures fertiles telles que 1×15 , 1×17 , et d'autres, ne donnent pas trace de barrage. D'autre part, aucune confrontation de forme $ab \times a'b$ ou $ab' \times a'b'$ n'a donné le moindre

barrage. Il semble donc que dans des confrontations de forme $ab \times a'b'$ ou $a'b \times ab'$, il y ait, de la part des composants factoriels, une tendance à produire des barrages, mais que d'autre part une force antagoniste qui ne peut être que l'attraction mystérieuse des sexes, entrave dès le début la première tendance et en vient finalement à bout. Mais dans ce cas, l'interprétation que nous avons donnée, après OORT ¹⁾, du rôle des facteurs b et b' , a et a' , dans la production du barrage sexuel, paraît partiellement controuvée. Nous avons admis comme suit les conditions requises: Pour que deux haplontes d'une espèce tétrapolaire produisent un barrage, il faut qu'ils renferment respectivement les facteurs b et b' , liés soit au facteur commun a , soit au facteur commun a' . Il semble que les phénomènes que nous venons de mentionner écartent la dernière condition, de nature restrictive. Pour que la cause, quelle que soit sa nature, qui engendre le barrage puisse se manifester, il suffit de la présence des facteurs b et b' . La communauté des facteurs a ou a' ne devra que garantir la stérilité des confrontations et s'opposer à l'introduction dans les cultures, d'une influence sexuelle tendant à cacher les effets de la cause qui provoque le barrage. Ainsi s'expliquerait l'apparition de barrages dans les confrontations fertiles. Suivant l'intensité dominante de l'une ou de l'autre cause, les barrages en question seraient plus ou moins marqués, persisteraient ou disparaîtraient plus ou moins prématurément. La première cause, celle du barrage, prédominerait presque toujours au début des confrontations pour se voir handicaper par la seconde, au cours du développement.

Pour élucider la question, nous avons à notre disposition plusieurs souches étrangères. La confrontation d'haplontes étrangers engendre ordinairement du mycélium diploïde. KNIEP a interprété le phénomène en admettant qu'il existe dans ces races étrangères des facteurs sexuels allélomorphes, a , a' , a'' etc., b , b' , b'' , etc. La différenciation entre un individu ab et un individu étranger $a''b''$, permettrait en tout cas la conjugaison. Celle-ci deviendra donc indépendante du signe sexuel et un individu donné ab pourra copuler avec les quatre formes sexuelles $a''b''$, $a''b'''$, $a'''b''$ et $a'''b'''$, d'une sporée étrangère.

¹⁾ OORT, A. J. —: Die Sexualität von *Coprinus fimetarius*; Recueil Trav. bot. Néerl., XXVII. 1930.

Qu'advient-il, au point de vue barrage, de pareilles confrontations? Les expériences qui suivent ont pour but de répondre à cette question. Elles élucideront aussi, d'une façon définitive, la question de savoir si la production de barrages énormes est un caractère spécifique de *Lenzites betulina*.

4. OBSERVATIONS SUR LES AUTRES SOUCHES DE *L. BETULINA*

Dans le matériel qui nous a été fourni par M. HUBER, figure une sporée récoltée par l'auteur de l'envoi, à Witzelsberg près Neunkirchen (Autriche). Le champignon croissait sur *Betula*. Une autre sporée, envoyée par le même mycologue, fut récoltée par M. MICH. JAKOB, dans le Pottelsdorferwald, près de Muttersburg, Burgenland (Autriche).

Nous disposons encore d'une sporée provenant de la Tour de Salvagny, près de Lyon et récoltée par M. MARCEL JOSSE-RAND, de cette ville.

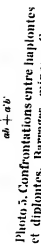
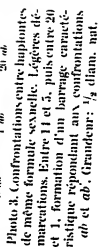
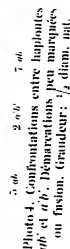
Enfin par l'entremise de Dr. ALMA HOLLAND, le professeur W. C. COKER, de Chapel Hill, N.C., nous a procuré des spores de *L. betulina*, provenant de cette région.

Tout ce matériel a fourni des haplontes vigoureux qui ont été mis en observation.

L'analyse de ces sporées confirme la tétrapolarité pure de l'espèce. Notons que de beaux barrages apparaissent entre individus correspondant aux formes sexuelles connues. La production de barrages sexuels remarquables est bien caractéristique de l'espèce et ce seul caractère suffirait à identifier une sporée.

En voici la preuve: A la date du 22 septembre 1933, le professeur COKER m'expédia trois sporées, mentionnées comme appartenant à l'espèce en cause.

Les haplontes que j'en obtins ne me donnant aucun barrage, je mis immédiatement en doute l'identité de la souche. L'examen des spores ne put me fournir aucun résultat. Une réaction rougeâtre entre certains haplontes, prêtait, elle aussi, à suspicion. Me restait le critérium de la confrontation des haplontes avec mes autres souches. Le résultat fut négatif pour toutes les combinaisons et j'en conclus alors à une erreur d'envoi ou de détermination. Ayant mis le profes-



seur COKER au courant de mes doutes, je reçus de nouvelles sporées, authentiques cette fois, avec un mot d'excuse pour l'erreur d'envoi commise. Je n'ai pas regretté cette erreur qui m'a permis de me convaincre que le barrage sexuel est un excellent caractère dans la détermination de *Lenzites betulina*.

		ab				ab'				a'b'				a'b			
		6	7	8	9	17	13	15	16	1	2	5	10	11	12	14	4
ab	6						.	.	.	+	+	+	+	+	+	+	
	7						.	.	.	+	+	+	+	+	+	+	
	8						.	.	.	+	+	+	+	+	+	+	
	9						.	.	.	+	+	+	+	+	+	+	
	17						.	.	.	+	+	+	+	+	+	+	
ab'	13											+
	15											+
	16											+
a'b'	1	+	+	+	+	+											.
	2	+	+	+	+	+											.
	5	+	+	+	+	+											.
	10	+	+	+	+	+											.
	11	+	+	+	+	+											.
	12	+	+	+	+	+											.
	14	+	+	+	+	+											.
a'b	4						+	+	+	

†TABLEAU 2.

Toutes les confrontations entre souches étrangères ont donné des résultats positifs. Les réactions sont très rapides et les mycéliums diploïdes, à anses d'anastomose, apparaissent déjà après huit jours de culture.

Nous ne publierons que le tableau de croisements de la souche Witzelsberg.

Furent mis en observation 16 haplontes, où la répartition des sexes eut lieu comme suit :

ab : 6, 7, 8, 9, 17.

$a'b'$: 1, 2, 5, 10, 11, 12, 14.

$a'b$: 4.

ab' : 13, 15, 16.

Le tableau montre que la formation des barrages est sous la dépendance des facteurs b et b' .

Dans cette souche les barrages sont moins marqués que dans la précédente, assez toutefois pour permettre une classification aisée des haplontes.

Nous avons également noté un certain nombre de confrontations fertiles où apparaissent, du moins au début, des barrages minces nets, qui tendent à s'effacer avec l'âge.

Une identification des haplontes, basée sur l'emploi des barrages, est également possible avec la souche lyonnaise comme avec la souche américaine. Nous avons déjà insisté sur ce fait, dans une précédente publication de cette revue ¹⁾.

S'il est, par exemple, conventionnellement admis que les haplontes 6, 7, 8, 9, 17, du tableau 2, ont la formule ab , il découle de leurs confrontations fertiles avec 1, 2, 5, 10, 11, 12, 14, que ces derniers ont la forme $a'b'$. Mais pour l'attribution de la formule sexuelle de l'haplonte 4, le critérium basé sur l'apparition d'anses d'anastomose, ou même de chapeaux diploïdes fertiles, laisse l'opérateur libre de choisir entre $a'b$ et ab' de sorte qu'en fin de compte il est impossible de sérier exactement les haplontes des deux derniers groupes par rapport aux deux premiers, ce qui pourrait engendrer de graves difficultés dans l'étude génétique de caractères héréditaires éventuels. Le groupement devient génétiquement exact quand on fait intervenir le caractère du barrage sexuel pour déterminer, par rapport aux deux premiers groupes, la formule sexuelle des deux derniers.

5. CONFRONTATIONS ENTRE HAPLONTES ÉTRANGERS

Les polarités sexuelles de nos haplontes étant déterminées, nous

¹⁾ R. VANDENDRIES. De la valeur du barrage sexuel comme critérium dans l'analyse d'une sporée tétrapolaire de Basidiomycète: *Pleurotus ostreatus*, Genetica XV, 1933.

allons procéder à la confrontation entre étrangers. Les Photos 7 et 8 reproduisent les aspects de ces cultures mixtes.

La photo 7 intéresse les haplontes *Hirmerwald* 1, 2, 3, 4, confrontés avec les haplontes *Witzelsberg* W1, W2, W4, W5. La culture est très démonstrative; elle est âgée de 15 jours et les barrages très nets ont apparu entre ces individus qui sont appelés à se conjuguer prochainement. La forme très régulière, presque rectiligne, des barrages est frappante quand on la compare avec les photos 3 et 4, où les démarcations confuses se combinent au bout de quelques jours. Dans les tubes l'effet est plus net encore, par suite de l'accumulation du mycélium sur un espace restreint.

Sur la photo 8 sont confrontés quatre individus de la souche *Pottelsdorferwald*, marqués respectivement P1, P2, P3, P4, avec quatre individus *lyonnais*, marqués L1, L2, L3, L4. Les réactions sont tout aussi intéressantes et aucun doute ne peut subsister: on se trouve en présence de *barrages* minces mais nettement marqués, comme dans le cas précédent.

Toutes nos observations en tubes corroborent les résultats acquis sur les cultures en plaques et souvent même elles sont plus suggestives encore.

Nous sommes donc amené à conclure qu'entre haplontes étrangers où la fertilité est constante, une cause surgit qui provoque entre eux un barrage. Nous l'attribuons à la présence des facteurs génétiques allémorphes *b*, *b'*, *b''*, *b'''* d'une souche, confrontés avec les allélomorphes *b1*, *b2*, *b3*, *b4*, d'une autre souche, indépendamment des facteurs de symbole *a*, *a'*, *a1*, *a2*, etc. respectivement présents dans ces mêmes organismes.

L'apparition éventuelle d'un barrage entre haplontes destinés à se conjuguer, éclaire le cas, resté inexpliqué, de la photo 4, dans notre premier mémoire sur *Lenzites betulina*. La confrontation 1×15 , correspondant à des haplontes respectivement dotés des formules sexuelles *ab* et *a'b'*, devait amener une conjugaison. Elle a produit en réalité un barrage, persistant même après l'apparition de mycélium diploïde. Le phénomène s'explique maintenant: on se trouve en présence de deux individus fertiles l'un pour l'autre, mais dont les facteurs sexuels *b* et *b'* permettent la formation d'un barrage sexuel persistant.

Deux cas pareils non relatés, observés chez *Pleurotus ostreatus*, confirment l'existence du phénomène dans d'autres espèces.

CONCLUSIONS

1. La tétrapolarité pure de *Lenzites betulina* a été démontrée sur cinq souches étrangères l'une à l'autre.
2. La production du barrage sexuel est un caractère spécifique.
3. Une nouvelle démonstration a été faite de l'apparition de barrages entre haplontes et diplontes et entre diplontes.
4. Entre individus dont la constitution factorielle garantit une conjugaison sexuelle, il se forme un barrage. Celui-ci est dû, uniquement à la présence, dans les haplontes confrontés, des facteurs *b* et *b'*. La cause du barrage est donc indépendante des facteurs *a*.
5. Il résulte de ce fait qu'entre haplontes étrangers, toujours féconds entre eux, il doit se former un barrage. L'expérience a confirmé l'exactitude de cette interprétation.
6. Tous les phénomènes observés ont pu être enregistrés par la photographie.

Qu'il nous soit permis de remercier ici nos confrères étrangers pour l'envoi gracieux d'un excellent matériel d'étude, ainsi que M. le professeur VANQUICKELBERGHE, pour l'exécution impeccable des épreuves photographiques.

HOMOSEXUELLE ZWILLINGE

(Aus dem Holländischen Institut für menschliche Erblchkeitsforschung
und Rassenbiologie; Abteilung für medizinische, statistische
Erblichkeitsforschung; Direktor Dr. J. Sanders)

von

Dr. J. SANDERS

(Manuskript eingegangen am 28. Mai 1934)

Unter Homosexualität wird verstanden die geschlechtliche Neigung von Männern zu männlichen und von Frauen zu weiblichen Personen; erstgenannte heisst Uranisme, letztgenannte Tribadie. Von KRAFFT-EBING hat schon 1877 einen Unterschied gemacht zwischen der angeborenen und der erworbenen Homosexualität. Allmählich ist man dazu gekommen, diese erworbene Homosexualität Pseudohomosexualität zu nennen. Speziell IWAN BLOCH, der früher die erworbene Homosexualität eine viel wichtigere Stelle gab als die angeborene, ist von dieser Meinung abgekommen. Er schreibt in seinem Buche „Das Sexualleben unserer Zeit“ 1919 Seite 515:

.... „Da hat sich mir die unzweifelhafte Tatsache ergeben, dass die Verbreitung der echten Homosexualität als angeborene Naturerscheinung doch eine viel *grössere* ist, als ich früher annahm, so dass ich mich jetzt genötigt sehe, die andere Kategorie der erworbenen, scheinbaren, gelegentlichen Homosexualität, von deren Vorhandensein ich nach wie vor *fest überzeugt* bin, unter der Bezeichnung „*Pseudo-Homosexualität*“ davon zu trennen und in einem besonderen Kapitel zu behandeln.“

M. HIRSCHFELD, der wohl der beste Kenner ist von der Homosexualität, gibt verschiedene Gründen an für das Angeborensein. Diese sind (Siehe: Die Homosexualität des Mannes und des Weibes, 1914 Seite 315):

1. Die homosexuelle Triebrichtung bricht sich Bahn, trotzdem

von allen Seiten in Wort und Schrift, in zahllosen Kunstwerken die Liebe zum andern Geschlecht gerühmt und gefeiert wird; trotzdem man das, was man gelegentlich von gleichgeschlechtlichen Beziehungen flüstern hörte, als etwas Abscheuliches empfindet.

2. Schon vor der Geschlechtsreife entwickeln sich bei dem Kinde, das später homosexuell wird, charakterologische Züge, die es andersgeartet erscheinen lassen als Kinder, die, wenn sie erwachsen sind, heterosexuell fühlen, namentlich fällt ein mädchenhaftes Wesen bei Knaben, ein knabenhaftes bei Mädchen in die Augen.

3. Schon lange vor der Pubertät fühlen die Homosexuellen sich zu Personen hingezogen, die ungefähr dem Typus entsprechen, der sie später erotisch reizt.

4. Fast alle Homosexuelle können sich erinnern, dass ihr bewussten Geschlechtstrieb sich von seinem ersten Erwachen an auf Personen des gleichen Geschlechts richtete.

5. Die ersten erotischen Träume bezogen sich auf Personen des selben Geschlechts.

6. Die Homosexualität ist mit dem ganzen Wesen der Persönlichkeit auf das innigste verschmolzen. Der homosexuelle Mann und die homosexuelle Frau unterscheiden sich nicht nur in der Richtung des Geschlechtstriebes von heterosexuellen Männern und Frauen, sondern durch die Sonderart ihrer Individualität.

7. Die Homosexualität bleibt während des ganzen Lebens bestehen. Wäre sie durch äussere Anlässe entstanden, dann würde es auch einmal durch äussere Einflüsse zum schwinden gebracht werden können. Es müssten nicht nur Heterosexuellen homosexuell, sondern auch einmal Homosexuelle heterosexuell werden können. Beides steht mit den Ergebnissen einer sehr reichlichen Erfahrung in Widerspruch.

8. Die Gefühlsrichtung ist bei Homo- und Heterosexuelle genau die gleiche in allen ihren seelischen Begleiterscheinungen, ihrem Suchen und Sehnen, ihren Freuden und Leiden, ihren Formen u.s.w.

9. In der Blutverwandtschaft Homosexueller kommen vielfach ebenso veranlagte Personen vor, oder solche, die ausgesprochenen Zwischenstufen-charakter tragen.

10. Die Homosexualität kommt in allen Ländern, unter allen Völkern, in allen Jahrhunderten, unter allen Berufen und innerhalb aller Kulturstufen vor.

11. Die Homosexuellen sind anders gebaut als die Heterosexuellen. Unter 463 homosexuellen Männern war bei 128 der Adamsapfel nicht, bei 219 sehr wenig hervortretend; bei 116 hatte er den gewöhnlichen männlichen Habitus, einmal bestand eine Struma; in 16% bestand Fistelstimme. Das Haupthaar ist bei männlichen Homosexuellen verhältnismässig häufig auffallend weich, dünnfaserig und gewellt. Unter 500 männlichen Homosexuellen über 20 Jahren hatten 14 keine Spur von Bart, 15 nur leichten Flaum, 132 schwachen Haarwuchs, der Rest (339) hatte wenig oder gar nichts Abweichendes. Homosexuelle Frauen haben verhältnismässig oft mehr oder weniger gut entwickelten Bart. Unter 500 homosexuellen Männern war der Körper bei 98 ganz unbehaart, bei 78 ungemein schwach behaart, in 176 Fällen (= 35.2%) unter dem Durchschnitt.

12. WEIL hat 370 homosexuelle Männer anthropometrisch untersucht. Er fand, dass der Homosexuelle im Verhältnis zum Durchschnittsmann grösser und schlanker gebaut ist, die Längenproportion ist nach der Seite des Eunuchoidismus verschoben, das Becken ist gegenüber der Schulterbreite auffallend breit.

Das Endergebnis lautet, dass der auf das gleiche Geschlecht gerichtete Geschlechtstrieb eine recht bedeutende Affinität an gewissen Minusvarianten der normalen Konstitution aufweist (SCHWARZ).

Wie müssen wir über die Entstehungsweise der Homosexualität denken?

HIRSCHFELD hat 1914 eine Theorie aufgestellt, die später von verschiedenen Erblichkeitsforschern bestätigt ist; speziell von R. GOLDSCHMIDT, E. STEINACH, KNUD SAND, W. BATESON und A. PEZARD. Die glänzenden Untersuchungen GOLDSCHMIDTS, der durch fortgesetzte Kreuzung der *Lymantria dispar* alle erdenklichen Arten von Hermaphroditen in lückenloser morphologischer Reihe züchten konnte, und die Untersuchungen STEINACHS, der durch gekreuztes Einpflanzen von Geschlechtsdrüsen das Geschlecht der operierten Ratten weitgehend ändern konnte, sind eine Stütze geworden für die Zwischenstufentheorie HIRSCHFELDS. Dieser hat schon 1896 die folgenden sechs Möglichkeiten der Entwicklung des Geschlechtstribs konstruiert (l.s. Seite 352):

1. Es entwickeln sich männliche Geschlechtsorgane. Der auf dem Mann gerichtete Instinkt verkümmert. Mit dem Schwunde der weiblichen Genitalanlage erstarkt der Drang zum Weibe: *weibliebende Männer*.

2. Die weiblichen Fortpflanzungsorgane bilden sich unter Rückbildung der für Frauen fühlenden Nervenzentren. Andererseits tritt unter Verkümmern der männlichen Geschlechtsorgane der Trieb zum Manne hervor: *mannliebende Frauen*.

3. Die peripheren Geschlechtsorgane entwickeln sich in männlicher Richtung. Dagegen fällt die Differenzierung der nervösen Zentren unvollkommen aus. Männer mit Neigung zu beiden Geschlechtern: *männliche Bisexuelle*.

4. Die Geschlechtsdrüsen formen sich weiblich. Die Triebzentren bleiben auf mehr oder weniger hermaphroditischer Stufe stehen. Frauen mit Neigung zu beiden Geschlechtern: *weibliche Bisexuelle*.

5. Trotz männlicher Genitalien gehen die Neigungsfasern zum Manne nicht zurück. Hingegen verkümmert mit dem Verschwinden der weiblichen Geschlechtscharaktere der Trieb zum Weibe: *mannliebende Männer*.

6. Es bilden sich weibliche Sexualorgane und auf das Weib gerichtete Zentralstellen, während mit dem Rückgang der männlichen Aussenteile der Trieb zum Manne verschwindet: *weibliiebende Frauen*.

HIRSCHFELD war beim Konstruieren dieser Möglichkeiten ausgegangen von den Resultaten der Embryologie, wobei sich ergab dass die Frucht bisexuell in Anlage ist.

Von KRAFFT-EBING kam fast zur gleichen Zeit in einer neuen Auflage seines Buches „Psychopathia Sexualis“ etwa zu denselben Grundsätzen.

Die Zwischenstufentheorie HIRSCHFELDS wird jetzt allgemein angenommen. Unter sexuellen Zwischenstufen werden also verstanden Männer mit weiblichen und Frauen mit männlichen Einschlägen.

„Ein vollkommen weibliches, „absolutes“ Weib“, sagt HIRSCHFELD, „wäre demnach ein solches, das nicht nur Eizellen produziert, sondern auch in jeder anderen Beziehung dem weiblichen Typus entspräche; ein „absoluter“ Mann ein solcher, der Samenzellen bildet, zugleich aber auch in allen übrigen Stücken den männlichen Durchschnittstypus aufweist. Derartig absolute Vertreter ihres Geschlechts sind konstruierte Abstraktionen; in Wirklichkeit sind sie in so extremer Zusammensetzung bisher nicht beobachtet worden; vielmehr hat man bei jedem Manne wenn auch noch so geringfügige Anzeichen seiner Abstammung vom Weibe, bei jedem Weibe entsprechende Reste männlicher Herkunft nachweisen können. Es gibt nun

Personen, die Besitzer von Eizellen sind, kurz als Frauen angedeutet, mit männlichen Einschlügen, und andere, die Träger von Samenzellen, kurz als Männer bezeichnet, mit weiblichen Einschlügen. Und diese Mischformen sind es eben, die unter dem Ausdruck „sexuelle Zwischenstufen“ zusammengefasst werden.“

HIRSCHFELD teilt nun die Unterschiede der Geschlechter in vier deutlich voneinander abgrenzbare Gruppen ein; sie betreffen:

1. Die Geschlechtsorgane.
2. Die sonstigen körperlichen Eigenschaften.
3. Der Geschlechtstrieb.
4. Die sonstigen seelischen Eigenschaften.

Die erste der obengenannten 4 Gruppen gibt oft Beschwerden beim Bestimmen des Geschlechts. Auch ist es manchmal geschehen, dass Männer jahrelang als Frauen angesehen werden, und umgekehrt, bis man endlich zu der gegenübergestellten Entdeckung kam.

Zu der zweiten Gruppe gehören die Männer mit weiblichem Brustdrüsengewebe, mit langem Kopfhair, mit Bartlosigkeit; und Frauen mit Bart, mit männlichem Kehlkopf, u.s.w.

Zu der dritten Gruppe gehören die subkubistischen Männer und die inkubistischen Frauen, die männlichen Masochisten und weiblichen Sadisten; und auch die Homosexuellen und Bisexuellen.

Zu der letzten Gruppe sind Männer und Frauen zu rechnen, die z.B. mit Vorliebe sich kleiden wie Personen des andern Geschlechts (Transvestiten); Männer, die das Leben einer Frau, und Frauen, die das Leben eines Mannes führen.

Das biologische Gesetz, dass in jedem Menschen auch das gegenteilige Geschlecht ruht, bildet die Grundlage für die Entstehung und das Verständnis der sexuellen Zwischenstufen. Dieser Theorie zufolge nimmt HIRSCHFELD 5 Gruppen an, und wohl:

1. Intersexualität im Geschlechtsapparat: Hermaphroditismus.
2. Intersexualität der anderen körperlichen Geschlechtsmerkmale: Androgynie.
3. Intersexualität in der Aussenprojektion der eigenen psychischen Persönlichkeit, speziell in der äusserlichen Erscheinung: Transvestietismus.
4. Intersexualität in dem Geschlechtstrieb, und wohl Anziehungskraft zwischen virilen Frauen und femininen Männer: Metatropismus.

5. Intersexualität im Geschlechtstrieb, und wohl Neigung zu demselben Geschlecht: Homosexualität. Diese Formen können nun allein oder kombiniert bei beiden Geschlechtern vorkommen.

Jetzt etwas über das Vorkommen der Homosexualität. VON RÖMER fand 1902 bei 308 Studenten in Amsterdam 94,2% Heterosexuelle, 1,9% Homosexuelle und 3,9% Bisexuelle. HIRSCHFELD hat 1903 gefunden auf 1696 Studenten in Charlottenburg 94% Heterosexuelle, 1,5% Homosexuelle und 4,5% Bisexuelle. 1904 hat er eine Untersuchung bei 1912 Metallarbeitern angestellt und fand die folgenden Prozente: 95,7, 1,1, 3,2. Alle zusammen genommen ergibt es 1,5% Homosexuelle und 3,9% Bisexuelle.

Ist Homosexualität eine Degenerationserscheinung? Da die Homosexualität sehr wenig vorkommt, wird oft von einer Anomalie gesprochen, aber dieses bedeutet noch keine Degeneration. HIRSCHFELD meint, da wo die bis ins einzelne gehende Analogie zwischen Homosexualität und Heterosexualität besteht, von einer Varietät sprechen zu können. Können die Homosexuellen auch nicht als Degenerierte angesehen werden, so steht doch fest, dass hereditäre Momente bei ihrer Entstehung eine nicht zu unterschätzende Rolle spielen, was ja bei einer so ausgesprochen angeborenen Erscheinung, wie es die echte Homosexualität ist, von vornherein wahrscheinlich ist. Da es sich um eine Besonderheit des Zentralnervensystems handelt, ist anzunehmen, dass wir hier die Angriffsstelle erblicher Einflüsse zur erblicken haben, was einerseits dadurch bestätigt wird, dass in der Tat in den Familien mit vielen Homosexuellen Nervositäten aller Art weit verbreitet sind, andererseits dadurch, dass das Nervensystem der Homosexuellen selbst häufig recht labil und unangeregelt ist. Recht häufig ist bei den angehörigen Homosexuellen eine leichtere oder schwerere neuropathische Disposition unverkennbar, oder es bestehen Faktoren, von denen wir wissen, dass sie im allgemeinen der stabilen Geschlossenheit des Zentralnervensystems nicht günstig sind. (Seite 285).

HIRSCHFELD fasst die Ansichten der führenden Autoren auf diesem Gebiete in 5 Punkten zusammen:

1. Ausgesprochene körperliche oder geistige Entartungszeichen sind bei homosexuellen Männern und Frauen verhältnismässig selten, jedenfalls finden sie sich im Verhältnis zu der Gesamtzahl der Homosexuel-

len nicht häufiger als unter Heterosexuellen beiderlei Geschlechts.

2. Dagegen findet sich häufig und, wie es scheint, nicht nur als eine Folge der Homosexualität eine stärkere Labilität des Nervensystems vor (oft mit dem periodischen Charakter endogener Stimmungsschwankungen).

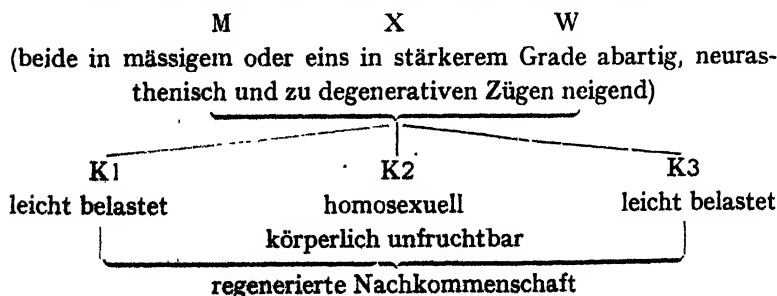
3. In den Familien der Homosexuellen finden sich oft eine grössere Anzahl nervöser, sowie vom normalen Sexualtypus abweichende Individuen.

4. Die homosexuelle Triebrichtung und der homosexuelle Typus sind in demselben Sinne als ererbte Eigenschaften anzusehen, wie die heterosexuelle Triebrichtung und der vollweibliche und vollmännliche Typus.

5. Die Homosexualität *allein* als Degenerationserscheinung anzusehen, ist nicht angängig: a) weil wir von Degeneration sonst nur sprechen, wo mehrere Degenerationszeichen vorhanden sind; b) weil die Homosexuellen meist körperlich vollkommen gesund, in sich harmonisch und durchaus leistungsfähig sind; c) weil bei allen geschlechtlich differenzierte Varianten vorkommen, die zur geschlechtlichen Fortpflanzung ungeeignet sind.

Einen besonderen Standpunkt nimmt der holländische Arzt Dr. VAN RÖMER ein. Auch er betrachtet die Homosexualität als eine Varietät. Seine Auffassung ist etwa folgende (HIRSCHFELD S. 390):

An einer Stelle der Generationsreihe, die eine Degeneration befürchten lässt, und zwar bei noch nicht ausgesprochen degenerativen aber doch schon beachtenswert eigenartigen Besonderheiten der Eltern, wird ein homosexuelles Kind geboren. Auf dieses an und für sich meist noch ganz gesunde, aber doch nicht zu weiterer Fort-



pflanzung bestimmte Individuum wird der sonst zur Degeneration führende Strom gewissermassen abgeleitet, während die Stamm in

der gesunden Nachkommenschaft der normalen Geschwister durch diese Entlastung die Degeneration überwindet und zur vollen Kraft zurückkehrt. Der Stammbaum der Familie sieht etwa wie obenstehend aus.

Auch meint HIRSCHFELD, dass die Homosexuellen, ohne selbst Degenerierte zu sein, einen Degenerations-Ersatz darstellen, ein Vorbeugungsmittel der Degeneration. Jedenfalls steht fest, dass die Homosexualität ein Stück der Naturordnung ist, genau so wie das männliche und weibliche Geschlecht in den für einander bestimmte Typen sind." (S. 395).

Was weiss man nun von der Erbllichkeit der Homosexualität? M. HIRSCHFELD, L. S. A. M. VAN RÖMER und W. WOLF haben in etwa 35% der Fälle familiäres Auftreten gefunden. Oft betraf es gleichartige Fälle, z.B. homosexuelle Brüder, bisweilen auch ungleichartigem z.B. transvestitische Brüder und metatropisch-virile Schwester. Blutverwantschaft zwischen den Eltern scheint relativ viel vorzukommen. WOLF machte die Feststellung, dass Homosexualität eine erbbiologische Resultante aus dem Zusammentreffen von solchen Aszendenten ist, die auch, wenn sie heterosexuell empfinden, doch mit psychischen Eigenschaften ausgestattet sind, die denen des entgegengesetzten Geschlechts entsprechen.

HIRSCHFELD hat in seinem umfangreichen Material Familien, worin mehr als ein Drittel der Glieder intersexuell sind. So gibt er folgende Verteilung 26 erwachsener Personen, 17 Männer und 9 Frauen, der Familie FENN:

7 normal sexuelle Personen.	(5 ♂ und 2 ♀)
4 metatropische „	(4 ♀)
3 bisexuelle „	(2 ♂ und 1 ♀)
9 homosexuelle „	(8 ♂ und 1 ♀)
3 Personen mit unbekannter Neigung	(2 ♂ und 1 ♀)

Für uns ist von Interesse, dass HIRSCHFELD drei eineiige Zwillinge und SPIRO vier gesehen hat, wobei beide Personen homosexuell sind. Niemals haben sie einen eineiigen Zwilling gehabt, wovon der eine homosexuell der andere heterosexuell war. In einzelnen Fällen zweieiiger Zwillinge fand HIRSCHFELD diese Übereinstimmung nicht; diese waren also discordant. Weitere, genauere Angaben hat HIRSCHFELD bis jetzt nicht gegeben.

Wir hatten Gelegenheit, sieben Fälle von homosexuellen Zwillingen zu untersuchen, deren Lebensgeschichten nun folgen.

FALL I

X und Y stammen von wohlhabenden Eltern, und bilden ein ein-eiger Zwilling. Ihr Vater ist Lehrer einer Mittelschule. X war in seiner Jugend sehr lästig, ungehorsam und faul. Er war auf der Volksschule auch lästig. Er war in einer Erziehungsschule, von der er fortlief. Dann wurde er in ein Internat einer Provinzstadt gesandt.

(Die fernere Lebensgeschichte ist vom Patienten selbst, deren Wahrheit man möglichst viel nachgeprüft hat.)

Patient war damals gut 14 Jahre alt. In diesem Internat bestand die Gewohnheit, dass jeder Neuangekommene abends nackt auf einen Tisch gelegt wurde; dann wurden homosexuelle Handlungen an ihm vorgenommen, die in Manipulationen am Penis bestanden. So geschah es auch mit X. In diesem Internat hat er danach mehrere Male mit andern Jüngens homosexuelle Handlungen ausgeführt durch ziehen am Penis. Früher hatte er zu Hause wohl onaniert.

Er blieb ein Jahr in diesem Internat, wo er es aber auch nicht länger aushalten konnte und darum in sein Elternhaus zurückkehrte.

Dann ging er in eine Marineschule und reiste hin und her; er blieb hier ein paar Jahre. Wegen seiner Faulheit musste er abends seine Hausaufgaben unter Aufsicht eines Lehrers fertigstellen, zu dem er regelmässig ging.

Eines Sonntagsmittags wurde er vom einem Herrn (mit R bezeichnet) angesprochen, der ihn fragte, ob er nicht einmal eine Tasse Tee bei ihm zu Hause mittrinken wollte. (X war damals 17 Jahre alt.) X fragte den Herrn, ob er sich nicht täuschte und etwa seinen Zwillingsbruder meinte, der ihm sehr ähnlich sehe; denn X kenne ihn nicht. Herr R ging weiter, aber X fand am folgenden Morgen einen Brief von R im Briefkasten zu Hause vor, der eine Art Liebeserklärung von R war. Gleichzeitig fragte R an, ob X nicht geneigt sei, einmal bei R Tee zu trinken. X sprach hierüber mit einem Bekannten S, der ein bekannter Homosexueller war. X hat an einem der folgenden Tage eine gewisse Person, die in dem Brief von R vermerkt war, telefonisch gesprochen mit der Anfrage, was die ganze Sache eigentlich zu bedeuten habe. Eine Erklärung konnte X telefonisch nicht gegeben werden, doch sollte ihm am andern Tage persönlich mitgeteilt werden. X ging dann am andern Tage, nach Rückkehr von der Marineschule zu der angegebenen Adresse, wo er

den Herrn der telefonischen Unterhaltung antraf. Später kam R herein. X ging dann unter Begleitung von R und S nach Hause. R fragte X, ob er ihn möglichst bald besuchen würde. Einige Tage später holte R ihn am Bahnhof ab, als er von der Marineschule zurückkam. R brachte ihn dann nach Hause und fragte ihn, ob X einmal abends zu ihm käme. X antwortete, dass dies unmöglich sei, da er abends seine Hausaufgaben bei einem Lehrer erledigen müsste, worauf R ihm seine Hilfe bei den Schulaufgaben anbot. Danach ging X drei Mal wöchentlich abends zu R. Von der Arbeit kam nicht viel zustande, da man sich bei Tee, Bonbons und Grammophone einen angenehmen Abend machte.

Eine Zeitlang ging das gut; wohl fragte R, ob X nicht schon einmal ein Mädel gehabt hätte. Es passierte nichts weiter; allein beim Abschied gab R an X einen Kuss. Eines Abends bat R den Jungen in sein Schlafzimmer. Hier trieben sie Unzucht, die im Ziehen des Penis untereinander bestand. Darauf kam X später nach Hause und wurde darum von seinem Vater bestraft.

So ging es weiter mit ungefähr einmaligem Treffen pro Woche. Einmal zogen sich R und X ganz aus und tanzten nackt durch das Schlafzimmer. X fand das so zuwider, dass R schnell davon abliess und X nach Hause brachte. Zu Hause fand X Geld in seiner Tasche; sie hatten Abends wieder Unzucht im Schlafzimmer getrieben. Von Arbeiten war keine Rede mehr, und X war abends mehr bei R als bei dem Lehrer. Die Klassenarbeiten waren schlecht, obschon X die gleiche Klasse zum zweiten Mal durchmachte. Mit vieler Mühe bekam X sein Einjähriges.

X bekam einen Aufruf für den Militärdienst. R riet X den Militärdienst sehr an, da er dann 24 Stunden durchgehend frei hatte, in welcher Zeit er dann auch bei R schlafen konnte. Obgleich X nicht zu dienen brauchte wegen Bruderdienst, zog er doch die Militärdienst vor; verliess also die Marineschule. X schlief dann während seiner 24 stündigen Freizeit innerhalb des Militärdienstes bei R. X erzählt selbst, dass er insofern mit R Unzucht trieb, in dem er sich von R küssen liess, so, alsob er eine Frau sei. Weiterhin geschähe nichts (Diese Angabe ist falsch). X wohnte möbliert im Garnisonstädtchen, wo ihm verschiedene Homosexuelle aus der Wohngegend besuchten. X hat auch mit Militärpersonen homosexuelle Handlungen ausgeführt, weswegen er nach einem halben Jahre aus dem Militärdienst

entlassen wurde. Während des Militärdienstes hatte R mit X geregelte Verbindung, und gab an X Geld für eine elegante Uniform. Obschon die Eltern vom X den R dringend ersuchten davon abzulassen, geschah es doch, auch noch nach der Dienstzeit des X. X selbst belog die Eltern; er verdiene Geld durch verschiedene Schiebergeschäfte. Die Eltern fanden das sehr komisch aber R bestätigte die Aussagen des X. R mietete Zimmer für X und ging mit ihm Pferde reihen.

Eines Tages fragte R an X um öfters mit ihm homosexuelle Handlungen zu treiben. Auch andere homosexuelle Bekannte fragten X bei ihm schlafen zu dürfen. R fragte an X, um öfter bei ihm zu schlafen, was X verweigerte. Hierdurch entstand mancher Streit zwischen den Beiden; R bedrohte X sogar mit dem Tode durch ihn. X war andererseits wieder eifersüchtig, wenn R andere Männer zum schlafen bei sich hatte. Denn X überraschte R eines abends dabei, in dem er später zu R kam. R ist kurze Zeit darauf wegen Diebstahl und Hochstaplerei verhaftet und verurteilt worden.

X wurde inzwischen verhaftet, weil er mit 14 jährigen und ältern Knaben öfters homosexuelle Handlungen getrieben hatte. Diese bestanden nach Aussagen der Knaben nur in manueller Handlungen am eigenen Penis, während X den Penis des Knabens festhielt. R, S, und andere hatten bei diesen gelegenheiten die Knaben auch manchmal missbraucht. In der Untersuchungshaft schrieb X einen ausführlichen Brief an den kommissarischen Richter, in dem er den Richter von seiner ziemlichen Unschuld zu überzeugen versuchte. Denn er sei durch Umgang mit schlechten Männern zu diesen homosexuellen Handlungen gekommen. Es folgen nun einige Teile aus diesem Brief:

„Mein Wunsch ist es, dass Sie nur einmal eine halbe Stunde mit mir reden würden, und dass Sie sagten: „Arbeite und Sorge, dass du nie mehr hierher zurückkommst!“ Das würde ich auf meine Mutter, die ich so sehr vermisse, und die jetzt soviel um mich leidet, schwören. Muss dann nicht ein Ende gemacht werden! Bestimmt, auch sie hat es anders gewollt. Meine Eltern haben nur Kummer von mir gehabt.... Es ist doch schrecklich, Herr Rat, so mit 20 Jahren hierherum laufen zu müssen, alsob ich ein Verbrecher sei.... Ich wusste nicht, dass es strafbar war, bestimmt nicht; denn sonst hätte ich mich bedacht.... Bestimmt, Herr Rat, es waren die Um-

stände, die mich soweit brachten; denken Sie doch auch einmal an meine Mutter Ich will alles tun, was Sie mir auch anbieten werden. Darf ich Ihnen das zeigen? Und Reue zeigen, dass ich bestimmt nie wieder dergleiche Dinge tun werde? Tuen Sie es für meine Mutter und meinen Vater Bestimmt, Herr Rat, ich habe Reue und möchte Sie gerne später davon überzeugen. Bin ich einmal im Gefängnis, dann kann ich nicht mehr arbeiten; allein im Ausland, aber dann sehe ich meine Mutter nicht mehr und dazu bin ich doch noch zu jung. Können Sie mir nicht helfen? Ergebenst bitte ich Sie darum, Herr Rat. —"

X ist darauf auf 8 Wochen Gefängnisstrafe bei Abzug der Untersuchungshaft verurteilt worden. Ein Jahr später ist er wieder mit der Polizei zusammengestossen wegen eines Streites mit einem, der ihn als „Flikker" (das ist ein ordinaires Wort für Homosexuellen) ausschimpfte.

X hat drei Jahre später versucht von andern Homosexuellen Personen Geld zu bekommen. Er ist dem Betreffenden darum nachgereist, wobei er durch einen Freund unterstützt wurde. X hatte nämlich einen Brief, der für den andern kompromittierend war. Er versuchte diesen Brief dem Betreffenden für fl. 3000.— zu verkaufen, wobei es noch weitere fl. 4000.— verlangte. Diese bekam er nicht. Daraufhin belästigte X den Betreffenden, worauf dieser sich an die Polizei wandte. X bekam nun Angst. Er versuchte Selbstmord durch Einnehmen von 20 Veronal und 16 Adalinetabletten. Er wurde in einem Krankenhaus aufgenommen und genas. Wurde dann wegen eines akuten Angstanfalles für einige Monate in eine Nervenheilanstalt gebracht. Er wurde wegen Versuch um Gelderpressung nicht verurteilt. Zehn Jahre später kam X wieder mit der Polizei zusammen, weil er Güter eines Andern unter sich hatte, vom denen er nichts abgeben wollte. Er scheint verschiedene von diesen Gütern verkauft zu haben; aber da gesetzliche und überzeugende Beweise fehlten, konnte keine Verurteilung erfolgen.

Dann trat X in einer Theatergesellschaft ein, in der er bei weiblichen Rollen verwandt wurde. Er scheint noch geregelten homosexuellen Verkehr zu pflegen doch nicht mit minderjährigen, so dass er nicht mit der Polizei in Konflikt kommt.

Y, der Zwillingbruder von X, war gleichfalls in seiner Jugend sehr lästig und weinte Tag und Nacht. Zu Hause wurde er nicht verwöhnt,

aber wohl durch andere. Wegen seiner Ungezogenheit hatte er als Kind von \pm 8 Jahren auf der Schule viele Schwierigkeiten. Mit dem einen Lehrer ging es ein halbes Jahr gut, mit dem nächsten wieder weniger. So hatte er immer wieder andere Lehrer, mit denen es immer schief ging. Y wurde manchmal der Zugang zu der Schule für einige Tage verboten. Anfang der Mobilisierung in 1914 hatte er auf der Schule viel frei. Er lief so auf der Strasse herum und kam dann auch in homosexuelle Gesellschaft. Ungefähr ein Jahr später, als Y schon 17 Jahre alt war, bemerkte sein Vater das.

Als er 11 Jahre alt war wurde er schon von einem Spezialisten untersucht wegen seiner schweren Erziehbarkeit. Diese medizinische Hilfe hatte jedoch auf ihn keinen Einfluss. Mit seinem Zwillingsbruder X verstand er sich nicht gut; beide hatten dauernd Streitigkeiten. Beide waren aber eifersüchtig auf ihre jüngere Schwester, die normal ist. Ihren Eltern gegenüber hielten die Knaben zusammen. Y plagte oft seine Schwester und stiess so oft mit seiner Mutter zusammen. Er meinte, dass an der einmal bestehenden Homosexualität eines Menschen nichts zu ändern sei. Beide erklärten, dass ihr Vater sehr streng sei. Die Knaben müssten abends um 10 Uhr zu Hause sein, auch als sie 17 Jahre alt waren. Anfänglich bekamen sie 25 Pfennige in der Woche als Taschengeld; auf Anraten des Psychiaters wurde das Taschengeld 1910 bis zu 40 Pfennig erhöht, was jedoch keinen erzieherischen Einfluss hatte.

Als der Vater bemerkte, dass Y regelmässig mit Homosexuellen Unzucht trieb, schickte er ihm in eine Nervenheilanstalt. Damal war Y 17 Jahre alt. Die Diagnose des Psychiaters lautete auf: „*insania moralis*“ (*inversio sexualis partialis*). Der Patient sprach zu dem Psychiater mit grosser Gleichgültigkeit von den „Herren“, von denen er Geld dafür bekam, woran sein Vater schuldig sei, da er Y nicht genug Taschengeld gab. Und seine Mutter hätte gesagt, dass sie nicht mehr missen könne als 40 Pfennig pro Woche. Aber, so sagte Y weiter, wenn eine Geldsammlung stattfand, dann gab die Mutter oft R.M. 5.—, was Y seiner Mutter sehr übel nahm. Er wolle nicht in eine andere Stadt, weil er gerne und oft im Kino ging. Nein, dann ging er noch lieber in eine Erziehungsanstalt. Dem Psychiater gegenüber äusserte er, *nicht* homosexuell zu sein. Er weiss auch nicht, welchen Beruf er ergreifen möchte. Er möchte oft gerne Oberkellner werden, auch wohl gerne auf das Meer, oder ins Büro. Patient

spricht etwas affektiert und kindlich, hat manche nervöse Ticbewegungen im Gesicht. In der Nervenheilanstalt erzählt Y dem Psychiater, dass er mit 12 Jahren in der Schule von Knaben auf eine rohe Weise aufgeklärt worden sei. Er fragte dann seine Mutter weiter danach; aber diese entging der Schwierigkeit der guten Aufklärung.

Im 15 jährigen Alter sollte er in Verbindung mit „Herren“ gekommen sein und von diesen Onanie gelernt haben. Vor dieser Zeit hätte er wohl mal eine Liebelei mit schlechten Dienstmädchen gehabt, die in seiner Nähe wohnten. Er spielte mit Ihnen und war dabei, wenn die Mädchen ihre Toilette machten. Eines Tages, auf der Strasse mit einem dieser Mädchen spielend, wurde er erwischt, was danach seinen Eltern erzählt wurde.

Ferner kam er manchmal zu einigen Mädchen, die in einer Buchhandlung arbeiteten. Zwischen 5 $\frac{1}{2}$ und 6 $\frac{1}{2}$ Uhr war der Chef weg; dann kamen verschiedene Knaben; es wurde gespielt und wurden zotige Witze erzählt. Er selbst aber hätte keinen Chancen. Beziehungen mit Frauen hätte er auch weiter nicht gehabt.

Der Psychiater erzählt ferner, dass Y sich ziemlich gut benimmt. Er weint ab und zu, meinent, dass jeder ihn für einen Homosexuellen hält und ihn ansehen könnte, was passiert sei. Er zeigt aber keine Reue, und will am nächsten Tag wieder ins Kino. Dann schreibt er wieder seinem Vater einen netten, aber kindlichen Brief, mit der Bitte, ihm verschiedene Vorschläge für die Zukunft zu machen, aus denen Y wählen möchte. Y hat jetzt immer 2 Mal pro Woche französische Stunden ausser der Anstalt. Er geht auch ab und zu nach Hause. So geht es ein paar Wochen gut, bis er zu Hause wieder Streit bekommt, da er selbst überreizt ist. Er wird nach gut 5 Monaten als unheilbar aus der Anstalt entlassen. Nachdem man erfahren hat, dass Patient verschiedene Male eine Stellung annimmt, wo er kurze oder längere Zeit bleibt; aber nirgendwo kann er es aushalten. Der Psychiater sieht ihm ab und zu noch einmal und schreibt, dass Patient einen weichen, energielosen Eindruck macht. Sehr auffallend sind seine paranoide Äusserungen. Wenn er in Exaltation ist, sagt er, keinem zu vertrauen, auch seiner Mutter nicht. Er weint dann und behauptet, dass jeder es schlecht mit ihm meine.

Y benimmt sich jetzt immer schlechter. Er geht zuerst noch auf eine Handelsschule; führt dann so halb und halb ein vagabundierendes Leben, erscheint manchmal abends spät im Elternhaus, fällt gegen

die ganze Familie aus, besonders seinem Vater gegenüber. Man weiss, dass er einen Zimmer in einem Flatgebäude bewohnt, aber woher das Geld kommt, ist unbekannt. Er erzählt, dass er durch verschiedene Geschäfte viel Geld verdiene und sich also diesen Luxus erlauben könne. Hinterher hat man erfahren, dass ein reicher homosexueller Freund alles bezahlte. Letzten Endes bringt sein Vater ihn, als er bald 20 Jahre alt ist, eines Nachmittags auf das Büro der Zentrale Recherche, weil Y in einem sehr überreizten Zustand lebte.

Er ist sehr jähzornig, und wirft mit allem, was er in seine Hände bekommt, wodurch er gefährlich für seine Umgebung wird. Auf Verordnung eines Justizarzt wird Y in einer Nervenanstalt aufgenommen. Hier ist er still, ruhig und zurückgezogen. Er versucht seine falschen Handlungen, die er getan hat, zu rechtfertigen. Obwohl Patient zugibt, homosexuell zu sein und während der letzten Zeit auf Kosten eines andern Homosexuellen reich gelebt zu haben, behauptet er, dass der Umgang von geistiger Art war. Von einem alten Beamten der Sittlichkeits-Polizei sei er gemein behandelt worden, wovon Patient eine Gerichtsache gemacht habe. Er hätte die Angaben an den Justizoffizier gemacht und wäre dabei von einem Rechtsanwalt geholfen worden. Patient behauptet, diese Sache sicher gewinnen zu werden, weil er vollkommen Recht habe. Sein Vater hätte ihn aber jetzt, beeinflusst von der Gegenpartei, hierher bringen lassen. Ab und zu weint er schrecklich und sagt, dass er es in der Anstalt unmöglich aushalten könne, denn dort sei es kein Leben. Später ist er wieder gut gelaunt. Nach einer Woche wird er nach einer anderen Anstalt überwiesen, wo er nach 2 Monaten als genesen entlassen wird. In der Krankengeschichte in dieser Anstalt steht noch geschrieben, dass dem Patient nicht zu vertrauen sei, und er einen geheimen Briefwechsel führte. Sieben Jahre später wird Patient von der Sittlichkeitspolizei verfolgt, weil er mit verschiedenen Knaben von ca. 15 Jahren, an einem entlegenen Ort Unzucht getrieben hat, bestehend in gegenseitiger Berührung der Penisse.

1931 ist Y nochmals mit der Polizei zusammengestossen wegen Diebstahl eines Pelzmantels. In dieser Zeit hatte er intime Verbindungen mit einem bekannten Homosexuellen.

Im Bezug auf die Familie vom X und Y kann folgendes gesagt werden: Der Vater ist gesund und stammt aus einer gesunden Familie. Die Mutter ist nervös und hat zwei Geschwister, die beide sehr nervös

sind. Die Schwester der Mutter seiner Mutter ist irrsinnig. Die Tochter dieser Tante ist nervenkrank. Drei Brüder der Mutter sind alle gesund. Der Vater scheint die Knaben sehr streng erzogen zu haben. Ob dies der Grund gewesen ist oder die Folge, ist schwer zuzusagen. Auch die normale Tochter teilt mir mit, dass ihrer Meinung nach der Vater zu streng gewesen sei. Zu Hause herrschte nie ein geselliges, häusliches Leben, das eine Folge des Ungezogenheit des Knaben mit sei. Diese sind, wie sie sagt, sehr faul und nicht vertrauend. Sie betrachtet die Homosexualität als angeboren. Die Knaben vertrugen sich nie gut zusammen; sie lebten stets wie Katze und Hund.

Wir haben hier also mit einem eineiigen Zwilling zu tun. Beide Brüder sind faul und in der Jugend unerziehbar. Sie wollen nicht lernen, obwohl sie intelligent genug dazu sind. Der eine geht mit 15 Jahren in ein Internat, wo er homosexuelle Handlungen treibt. Hier bleibt er ein Jahr, kommt zurück in seine Wohnort. Hier bekommt er Verbindung mit andern Homosexuellen, von denen er ganz beeinflusst wird. Er wird wegen Unzucht mit anderen Knaben verurteilt. Er versucht noch eine Erpressung, die ihm aber nicht gelingt. Der andere Bruder kommt mit 15 Jahren mit homosexuellen Männern in Verbindung. Der Vater bringt ihn in eine Nervenanstalt, weil Patient zu Hause ganz unerziehbar ist. Als er von dort entlassen ist, wird er von einem reichen Homosexuellen bezahlt. Er treibt homosexuelle Handlungen mit verschiedenen Jungens, und wird wegen Diebstahls verdächtigt. X und Y werden jetzt noch von dem Vater finanziell unterstützt.

Beide haben auch andere morale Fehler (Sie trieben Erpressungen, Unterschlagungen und Diebstahl.).

Im Moment können wir beide Brüder als Berufsprostituierte betrachten, die sehr aufpassen, nicht mit der Polizei in Berührung zu kommen. Beide haben ihre feste Kundschaft, so dass sie keine gleichgesinnte auf der Strasse zu suchen brauchen. Wenn sie die Gelegenheit haben, schrecken sie nicht vor Erpressungen zurück. Die gehören zu den dunklen Schattenseiten der Homosexuellen und sind zu vergleichen mit den allerniedrigsten Prostituierten der Heterosexuellen.

FALL II

C und D bilden einen männlichen eineiigen Zwilling. Sie stammen aus einer Familie von 11 Kindern, 4 Mädchen und 7 Knaben, C und D sind die Jüngsten. C's geburt war etwas schwerer als die von D. C wurde natürlich ernährt, während D als Säugling künstlich ernährt wurde. Folge war, dass C stets etwas stärker und schwerer war als D.

In der Jugend waren beide lästig; wenn der eine weinte, weinte der andere auch. Sie waren fast immer zusammen. Sie waren einander so ähnlich, dass sie immer verwechselt wurden; als sie ein halbes Jahr alt waren, war die Mutter die einzige, die sie auseinander halten konnte. Der Vater und viele Bekannte verwechselten sie immer. Selbst heute noch (sie sind jetzt erwachsen) irrt der Vater sich manchmal. Eines Tages bewarb sich D um eine Stelle im Büro, wonach er einige Wochen später angenommen wurde. Weil aber D inzwischen schon eine Stellung bekommen hatte, ging C hin. Im Büro bemerkte man nichts. In der Schule haben sie öfters ihre Plätze verwechselt, ohne dass der Lehrer es bemerkte. Beide haben 9 Klassen der Elementarschule und Realschule durchgemacht. Rechnen konnten sie sehr gut, aber von den Sprachen hatten sie keine Ahnung. Sie sind musikliebend und haben denselben Geschmack für das Schöne und Hässliche. Es passiert oft, dass der eine nach langem Schweigen etwas sagt, was der andere auch gerade sagen wollte. Körperlich sind sie gleichartig gebaut, nur C ist etwas schwerer als D. Die Gebisse sind gleich. Der Haarwirbel ist ein Streifen und gleichdrehend; die Scheitel haben dieselbe Form. Beide sind rechtshändig.

In der Jugend haben sie wenig oder nie mit Knaben gespielt. Knabenspiele machten sie nicht gerne mit, sondern die Mädchenspiele zogen sie sehr an, so wie Stricken und Puppenspiele. Freunde hatten sie nicht. Als Kind onanierten sie schon und tun es heute noch. Sie treiben gegenseitige homosexuelle Handlungen. Als sie 18 Jahre alt waren, wussten sie erst, dass sie homosexuell waren. Sie liebten keine Mädchen und gingen auch nie mit Frauen aus. Ab und zu gingen sie zum tanzen; aber in sexueller Hinsicht empfanden sie dabei keine Erregung. Sie hatten keine ausgesprochene Lust zum tanzen; es war ihnen nur darum zu tun die Aufmerksamkeit von sich abzulenken. D färbt jetzt regelmässig seine Augenbrauen, und pudert sein Gesicht.

Vergangenes Jahr ist D zweimal mit der Polizei zusammengestossen. Das erste Mal hat er selbst eine Klage eingereicht, weil ein Mann, mit dem er auf einem Zimmer homosexuelle Handlungen getrieben hatte, ihn um R.M. 25.— beraubt hatte. Das zweite Mal ist er erwischt wegen mutuelle Handlungen mit einem 58 jährigen Mann in einer öffentlichen Toilette. Daraufhin ist er zu einer Geldstrafe verurteilt worden. Später hat D, der eine gute Stellung hatte, zusammen mit C in dieser Stellung öfters Flaschen Wein gestohlen; und C stohl in diesem Hause, unter dem vorwande seinen Bruder zu besuchen, ein Portemonnai mit Geld. Diese getränke und das Geld haben sie nachher zu einem homosexuellen Freund gebracht, der einen sehr schlechten Ruf hatte. Dieser Freund wurde von D unterhalten, so dass D im Moment nicht imstande war die Geldstrafe zu bezahlen, wozu er verurteilt war. Später ergibt sich, dass D verschiedene Male morgens nicht ins Büro gegangen ist, weil er mit anderen Homosexuellen die Nacht verlobt hatte mit vielem Alkoholgenuss. Sein Zwillingsbruder hatte dies manchmal auch mitgemacht.

Wir haben hier also mit einem homosexuellen eineiigen Zwilling zu tun, die zur gleichen Zeit Degenerationserscheinungen zeigen in der Form von Alkoholmissbrauch und Neigung zum Diebstahl. Komisch ist es, dass beide diese zwei letzte Fehler mit ihrer Homosexualität begründen. Sie tun das, weil sie wissen, dass die Homosexualität angeboren und auch unheilbar ist. Sie behaupten, dass sie am Trinken und Stehlen nichts ändern können, da die Homosexualität, ihrer Meinung nach, der Grund von allem sei. Beide zeigen schon sehr jung einen sehr weiblichen Einschlag. Sie fühlen nichts für Frauen. Sie haben in der Jugend gegenseitig homosexuelle Handlungen getrieben und onaniert.

FALL III

Die Frauen P und Q bilden einen eineiigen Zwilling. In der Jugend sind sie nicht nur von Fremden und Bekannten, sondern auch von den Eltern bis zu 5 Jahren verwechselt worden. Beide konnten gut lernen und sind sehr artistisch veranlagt. Beide haben aber nie ein sexuelles Empfinden für einen Mann gehabt. Die eine ist wohl kurze Zeit verlobt gewesen aus Berechnung; aber sie sah bald ihren Fehler ein, weshalb die Verlobung aufgelöst wurde. Sie hatten wohl männ-

liche Freunde für das Tennisspiel, oder andere Sportliebhaber, aber es blieb immer bei Freundschaft. Die eine Schwester hat eine tiefe, männliche Stimme. Im Haushalt spielt sie auch die männliche Rolle. Bei Autofahrten zum Beispiel, fährt diese Schwester immer. Sie sorgt für die Hotelzimmer, erledigt die Abrechnungen u.s.w., während die andere die Koffer ein- und auspackt. Auch zu Hause führt die letzte den Haushalt. Beide sind grosse Tierfreunde. Beide verneinen homosexuelle Handlungen zu treiben, doch sagen spontan sie haben niemals heterosexuelle Gefühle gehabt. Noch niemals haben sie in ihren Jugend einen Mann sogar geküsst, oder sind geküsst, obgleich sie gar nicht hässlich sind; im Gegenteil. Ausserdem ist eine ihrer intimsten Freundinnen eine bekannte Homosexuelle. Diese Frauen gehören zu denen mit starkem männlichen Einschlag. Sie unterscheiden sich gegenseitig etwas in der Intensität, aber beide haben Leidenschaft für männliche Beschäftigungen. Der männliche Einschlag äussert sich also bei ihnen in zweierlei Art, nämlich durch die Geschlechtstriebrichtung und durch verschiedene andere psychische Eigenschaften (siehe Seite 4).

Sie stammen aus einer degenerierten Familie, worin viel Irrsinn, Alkoholmissbrauch, Homosexualität, Abusus sexualis und Selbstmord vorkommt.

FALL IV

A und B bilden einen eineiigen Zwilling. Sie sehen einander sehr ähnlich, und werden heute noch (sie sind bald 25 Jahre alt) oft verwechselt.

Sie stammen aus einer Familie von 5 Knaben. Die Mutter hat ausserdem noch drei Missgeburten gehabt. Die Eltern waren nicht religiös; trotzdem wollte die Mutter nicht, dass die Knaben abends einmal ins Kino oder zum tanzen gingen; auch nicht, als sie 16 Jahre alt waren. Die Mutter stammte aus einer nervösen Familie. Sie selbst war herrschend und hochmütig, ebenso leichtsinnig, da sie viel für unnötige Zwecke Geld ausgab. Sie war eine Anschwärzerin und ebenso wie ihre drei Geschwister, charakterlos. Alle vier Geschwister hatten immer Streitigkeiten mit ihren betreffenden Gatten. Die Eltern des Zwillings hatten jeden Tag Streit. Ein ruhiger Tag im Hause war eine Ausnahme. A und B dürften fast nie mit andern Knaben spielen. Die Mutter fand die Knaben nicht vornehm genug, und O, Weh!

wenn sie einen Riss in den Kleidern hatten. Dann schlug sie die Kinder. A und B möchten gerne mit andern Knaben spielen, aber das war von der Mutter verboten. Sie selbst vertrugen sich gut untereinander und spielten stets zusammen, soweit das Spielen zu Hause erlaubt war.

Als A 13 Jahre alt war, traf er einmal im Zug einem 40 jährigen Herrn, der behauptete, dass A auf seinem Platz sässe, den er kurz vorher eingenommen hätte. A wollte aber nicht aufstehen, da der Platz nicht belegt war. Es ergab sich, dass der Herr A kannte, denn er nannte seinen Namen und wusste, dass A ein Zwillingkind war. Beim Aussteigen lief er mit A noch ein Stückchen weiter und bot A ein Glas Limonade an. Sie gingen ins Café und A bekam noch ein Stück Kuchen dazu. Dann fragte der Herr, der sich vorstellte als O, wohnend in S, ob A einmal zu ihm kommen wollte. Er hätte einen schönen Garten, wo A spielen dürfte. Am nächsten Sonntagmorgen ging A zu O. Es war dort auch ein Franzose zum Besuch. A bekam allerhand feine Kuchen. Weil es etwas spät geworden war, wollte dieser Franzose A auf seinem Rad nach Hause bringen. Er wollte dann fahren und A sollte hinten darauf sitzen, womit A einverstanden war. Der Weg führte über einem Heidepfad.

Unterwegs stieg der Franzose ab, griff A an seine Geschlechtsteile und zog daran. Er wollte, dass A mit ihm dasselbe tat, was A verweigerte. Erschreckt ging A nach Hause und sagt nichts.

Zwei Tage später holte O ihn von der Schule ab. O sagte, dass er alles wisse und verlangte, dass A abends zu ihm käme, um dasselbe zu tun. Wenn A nicht wollte, bedrohte O ihm, alles seinen Eltern zu erzählen. Aus Angst ging A zu O, der dasselbe tat; aber A verweigerte activ zu sein. Ein paar Wochen später hat O den Zwilling Bruder B mitgenommen und hat auch mit ihm homosexuelle Handlungen getrieben. B ging mehr darauf ein und liess es sich sehr gut gefallen. Eines Tages kam O zu den Eltern der Knaben um ein angeblich auf der Strasse gefundenes Schulheft zurückzubringen. So war O in die Familie eingeführt. In Wirklichkeit hatte O das Schulheft aus der Schulmappe genommen. Auf Ersuchen von O ist B ein paar Tage mit O nach Amsterdam gefahren, um ihm angeblich bei Proben zu helfen, die er für Vorträge machen müsste. O und B schliefen dann in einem Hotel und trieben homosexuelle Handlungen. Eines Abends ist A wieder zu O gegangen. O hatte die Uhr zurückgesetzt, so dass

A den letzten Zug verpasste. A musste also notwendig bei O bleiben. Nachts trieben sie homosexuelle Handlungen. Zu Hause sprach B ab und zu ein wenig über das Verhältnis mit O. Somit erfuhren die Eltern die Ursache und verboten den Knaben jeden Umgang mit O.

In dieser Zeit trieben A und B gegenseitig homosexuelle Handlungen. A hatte viel Chancen bei Frauen. Als er 12 Jahre alt was, hatte er Beziehungen mit einem 10-jährigen Mädcl. Oft berührten sie gegenseitig ihre Geschlechtsteile. A hat verschiedene Mädcl gehabt. B hat auch ein 14 jähriges Mädcl gehabt, mit dem er auch gegenseitige sexuelle Handlungen trieb. Als die Knaben ungefähr 15 Jahre alt waren, wurden sie Piccolo in einem Hotel. Dort wurden sie von den andern Oberkellnern und Köchen, mit denen sie zusammen ein Schlafzimmer hatten, ganz aufgeklärt, da diese Frauen mit ins Schlafzimmer nahmen. A und B bekamen nun verschiedene Stellungen. A ging zu einem Onkel in einer kleinen Stadt, wo er mit zwei Bauerjüngens homosexuelle Handlungen trieb. B ging mit seinen Eltern in eine Grossstadt, wo er bald mit andern Homosexuellen in Verbindung kam. Als A nach einem halben Jahr zu seinen Eltern zurückkam, ging er mit B zu seinen homosexuellen Freunden. Die Knaben waren damals 17 Jahre alt. In dieser Zeit ist B, der zu der katholischen Konfession neigte, manchmal fortgelaufen, u.a. in ein Kloster; doch jedesmal ist er durch die Polizei zu den Eltern zurückgebracht worden. Ein paar Jahre später, als er 20 Jahre alt war, hat B die katholische Konfession angenommen und ging dann in zwei Klöster nach einander. Aus dem einen Kloster ist er wegen seinen homosexuellen Handlungen entlassen, aus dem andern wegen seiner Brutalität und Ungeschicktheit. Allmählich entstand zwischen A und B eine Entfernung, deren Grund in der katholischen Konfession lag. Denn A hasste die katholische Konfession. Ausserdem versuchte B stets die homosexuellen Freunde dem A wegzunehmen, so dass Eifersucht die Folge war. Inzwischen waren die Eltern geschieden; die minderjährigen Kinder waren der Mutter zugewiesen, die sie auch unterhalten mussten. Sie gab aber noch immer viel Geld aus, so dass sie zuletzt in Armut leben mussten.

A ist ein Jahr lang ein weiblicher Homosexueller gewesen, ein sogenannter „Trut“. Er hatte dadurch bei vielen Homosexuellen grosse Chancen. Aber ohne einen besonderen Grund was er plötzlich umgekehrt und wurde normal homosexuell; er wurde der Typ, den

man es nicht ansehen kann, dass er homosexuell ist. Als A 20 Jahre alt war, lernte er einen heterosexuellen Mann kennen, mit dem er in einer Stellung war. Dieser Mann, der 7 Jahre älter war, ist durch A pseudohomosexuell gemacht worden, so dass dieser ältere Freund seine Verlobung aufgelöst hat. Daraufhin hatte der ältere Freund viele Streitigkeiten mit seiner früheren Braut, mit dem Ergebnis, dass die Verlobung wieder angeknüpft wurde. A sagt, dass er keine Reue hat, den Grund dieser Streitigkeiten gewesen zu sein; denn der Freund war ein hübscher Kerl, und beide liebten sich sehr.

Danach ist A als Mitglied der Mannschaft zweimal auf einem Schiff mit nach Indiën gefahren. Es waren dort 3 Javaner an Bord, die nicht von ihm ablassen konnten und die manchmal nach seinen Geschlechtsteilen griffen, obgleich er die Javaner immer fortschickte. Mit 22 Jahren hatte A in Amsterdam eine Stellung. Er hatte nur Umgang mit Männern und nie mit Frauen, obwohl er für Frauen kein Ekel empfand. In Amsterdam lernte er einen reichen Studenten kennen, mit dem er zusammen wohnte und der ihn zwei Jahre unterhalten hat. Dieser Student lehrte ihn auch die modernen Sprachen. Er erlernte auch die Automobilbranche und machte ausländische Autofahrten mit seinem Freund.

B hatte verschiedene Stellungen und hatte viel Umgang mit Homosexuellen, aber nie mit Frauen.

A bekam eine Stellung in einer andern Stadt, wo noch ein anderer Junge von 17 Jahren tätig war. Er fühlte sich sofort von diesem Jungen angezogen; er wollte es aber nicht zeigen. Denn dieser Junge (E) war keusch und war in sexueller Hinsicht unwissend. Dieser Jungen schien auch für A zu fühlen; denn sie gingen oft zusammen draussen spazieren. Es entwickelte sich allmählich eine intime Freundschaft, die sich endlich in homosexuelle Handlungen äusserte, wobei A aktiv und E passiv war. A machte sich oft Vorwürfe, dass er E, der ein unschuldiger, ehrlicher Junge war, zu solchen Handlungen verführt hatte. Er wollte darum stets die Freundschaft mit E auflösen, doch E wollte es nicht. A hat daraufhin oft an Selbstmord gedacht, weil er sich selbst so gemein fand. Durch zufällige Umstände haben die Eltern von E das Verhältnis mit A erfahren, und die Eltern haben E gezwungen, das Verhältnis zu lösen. A hat sehr darunter gelitten. B hat schliesslich eine Stellung bekommen in einer kleinen Stadt. Er ging aber regelmässig zu den nächstliegenden

grossen Städten, wo er homosexuelle Freunde besuchte. Das Verhältnis zwischen A und B wurde allmählich so kühl, dass sie sich überhaupt nicht mehr sahen.

A ist sehr hübsch und spricht leicht und hat doch etwas Weibliches an sich. Er ist sehr sensibel; wenn er über seinen letzten Freund E spricht, muss er weinen. B hat einen starken weiblichen Einschlag. Er ist etwas schmaler als A. Die Mimik von B ist weiblich, kokett. Sein Charakter ist weiblich. Er will von allem 6 Stück besitzen, z.B. 6 Taschentücher von einem bestimmten Farbton, 6 Krawatten u.s.w. Er parfümiert sich; auf seinem Toilettisch stehen verschiedene Puderarten, Parfüm u.s.w. B ist sehr stark homosexuell; von Frauen will er nichts wissen. A wollte vielleicht wohl heiraten. Er will dann eine 100% weibliche Frau haben. A fühlt sich als Mann. Seit seinem 25 jährigen Leben hat er aber keinen Umgang mit einer Frau gehabt. In der Homosexualität ziehen ihn nicht am meisten die sexuellen Handlungen an, sondern den Besitz von einem eigenen intimen Freund.

Hier sehen wir also ein eineiigen homosexuellen Zwilling, wovon der eine (A) der männliche Typus, der andere (B) der weibliche vorstellt. Schon in den Kinderspielen kam der weibliche Einschlag zu Äusserung.

FALL V

Die Männer O und R bilden einen eineiigen Zwilling. Sehr lange Zeit wurden sie durch Fremde und Bekannte miteinander verwechselt. Als beide mit 19 Jahren während eines Fachexamens Zeichnungen anfertigten, verwechselten sie in einer kurzen Pause ihre Plätze, um einander die Zeichnungen nachzuprüfen, ohne dass die Examinatoren diese Verwechslung bemerkten.

Beide sind jähzornig und nervös. In der Schule konnten sie immer gut lernen. Sie vertragen sich untereinander gut und haben fast nie Streitigkeiten. Wenn sie einen Spaziergang machen, passiert es oft dass sie eine halbe Stunde lang nichts sagen. Wenn der eine dann plötzlich redet, ist es oft dasselbe, worüber der andere auch etwas sagen wollte. Der eine ist rechtshändig, der andere linkshändig. Bei dem einen wächst der rechte Schneidezahn über den linken, bei dem andern gerade der linke Schneidezahn über den rechten. Beide haben denselben Geschmack und lieben dieselben Vergnügen. Schon in der Jugend onanierten beide. Auch nach den Pubertät setzten sie

das fort und zwar gegenseitig. Sie wussten nicht, dass das anormal war. Für Frauen fühlten sie gar nichts. Als sie in der Jugend in Gesellschaft von Frauen waren, flirteten sie mit ihnen und tanzten, um die Aufmerksamkeit von sich selbst abzulenken. Es war aber für beide kein Vergnügen. Später haben sie auch mit andern Männern homosexuelle Handlungen getrieben. Beide machen einen weiblichen Eindruck. Ihre Haut ist weich, Haltung und Stimme sind weiblich. Ab und zu reden sie wie Frauen und gebrauchen Ausdrücke, die man nur von Frauen erwarten kann. Geistig sind sie sehr gut entwickelt; beide sind sehr artistisch und schwärmen für antike Malereien. Sie gehören zu den 100% Homosexuellen. Sie haben nie anders gefühlt. Sie waren es schon als Kinder, lange bevor sie wussten, dass es noch Heterosexualität gibt.

Die Familie ist normal; psychische Abweichungen kommen darin nicht vor. Wir haben also auch hier zu tun mit einem eineiigen Zwilling. Beide zeigten schon früh einer weiblichen Einschlag, der sich später in homosexuelle Handlungen äusserte.

FALL VI

E und F sind in 1910 geboren und bilden einen eineiigen Zwilling. Früher haben die Bekannte sie irrtümlicherweise viel mit einander verwechselt; so ähnlich waren sie. Selbst der Vater, der vor 12 Jahren verstorben ist, hat sich oft geirrt. E und F konnten gut lernen. E spielte gern mit Mädchen; er liebte nicht ausgesprochene Mädchenspiele, wie Puppenspiele. Dagegen war F ein echter Bube. Im zehnjährigen Alter haben beide Knaben schon mit Freunden sexuelle Tätigkeiten gemacht.

E und F sind beide etwas schwerhörig. Der Vater und die Grossmutter waren das auch. Beide können den Buchstabe r nicht sagen, weil die Zunge zu fest sitzt durch ein zu langes Frenulum. E ist Theosoph und frei-katholisch. F bekümmert sich nicht um Religion. Beide sind religiös-evangelisch erzogen.

Als die Knaben 11 Jahre waren, starb der Vater. Die Mutter wurde geisteskrank. Sie sind dann mittels des Vormundschaftsrats bei anderen weiter erzogen in verschiedenen Städten. E hatte damals ein Freund von etwa 20 Jahre, der heterosexuell war. E hing stark an ihm, hatte wohl ein unbewusstes starkes Verlangen nach Liebko-

sungen von ihm, doch niemals ist es so weit gekommen. Mit diesem Manne war er 7 Jahre befreundet. Als er 13 Jahre alt war, hat er seinen Bruder F einmal besucht. Dieser kam sehr viel bei einem verheirateten homosexuellen Manne, womit F öfters homosexuelle Handlungen pflegte. Auch E hat es einmal getan. Er empfand es nicht als widernatürlich. Als E etwa 18 war, hatte er eine Freundin, die etwa 25 Jahre alt war. Diese hatte Tuberkulose; war sehr temperamentvoll. Sie machte einen Ruhekur vor längerer Zeit, liegend in einer Drehzelte. Abends blieb E lange bei ihr, und hatte dann öfters Geschlechtsgemeinschaft mit ihr. Er verabscheute es, aber tat es doch, da sie ein starkes Übergewicht auf ihm hatte. Um sie zu entfliehen, ging er nach einer anderen Stadt. Er war da eine Monat und kehrte dann zurück. Dann hatte er eine andere Freundin während einem Jahre, womit er gegen seinen Willen einmal Geschlechtsgemeinschaft gehabt hat. Dann ist er in Militärdienst getreten. Da begegnete er einem Soldaten der sogleich an ihm sah, dass er homosexuell war. Zusammen haben sie homosexuelle Handlungen gepflegt. Damals wurde er sich bewusst, dass er homosexuell war. Nachdem suchte er selbst Umgang mit gleichgesinnten Männern. Die Homosexualität gab ihm Befriedigung. Er suchte speziell einen geistlich höher stehenden Mann, der Übergewicht auf ihm hatte. Dann wollte er sich, wenn der Partner ihm gefiel, auch vollkommen geben. Es ist dann wohl vorgekommen bei einem Freunde, dass er diesen bat, ihn zu schlagen, also um masochistischen Handlungen.

E hatte schon viele Jahre auch eine gute Freundin gehabt, womit er keinen Geschlechtsgemeinschaft gehabt hat. Diese wollte aber nach einigen Jahren mit ihm heiraten trotz seiner Homosexualität, die ihr bekannt war. Ein Spezialarzt in Geschlechtskunde hat die Ehe aber stark abgeraten, womit sie endlich einverstanden war. E kam nun allmählich in Bekanntschaft mit vielen anderen Homosexuellen. Er hat jetzt schon vielen Jahren denselben Freund. Niemals hat er Geschlechtsgemeinschaft mit Frauen mehr.

F ist von 11 bis 17 Jahr in einer anderen Stadt als E auf einer Fachschule gewesen. Da hatte er Umgang mit dem verheirateten Manne, wovon oben schon bei E erzählt worden ist. Dieser Mann war wie ein Vater für F, zugleich aber tat er homosexuelle Handlungen mit ihm. F hatte ein Freund von etwa 20 Jahren der hetero-

sexuell war. Sie liebkosten sich, aber taten keine sexuellen Handlungen. F fand diese Liebkosungen im Walde sehr angenehm.

Als F 17 Jahre war, machte er Bekanntschaft mit einem Homosexuellen etwa 30 Jahren, einem femininen Typus. Mit diesem hat er oft homosexuelle Handlungen gepflegt. Aber F verschmähte Geschlechtsgemeinschaft mit Mädchen gar nicht. Er sehnte sich oft nach heterosexuellen Handlungen, aber wenn es geschehen war, kam ein unangenehmes, sogar abscheuliches Gefühl in ihm auf. Er will wohl mit einer Frau Geschlechtsgemeinschaft haben, aber nachher nicht mehr ihr begegnen. Geistlich fühlt er nichts für eine Frau. Freundinnen hat er niemals gehabt.

F ist ein männlicher homosexueller Typus. Er muss einen femininen Typus als Freund haben. Einmal hat er auch einen männlichen Typus als Freund gehabt. Das ging nicht gut. Bald kämpften sie.

Als F 19 Jahr alt war, kehrte er zu seinem Geburtsort zurück. Da hat er während 2 Jahren viel heterosexuelle Geschlechtsgemeinschaft gehabt. Bisweilen tat er homosexuelle Handlungen mit Knaben, und ging ab und zu noch zu seinem Freund in seiner früheren Wohnort. Er reiste damals viel; kam dann auch in Amsterdam, wo er auch mit Knaben homosexuelle Handlungen trieb. Er liebt jetzt noch am meisten Knaben mit weiblichen Eigenschaften.

Jetzt hat er noch sehr selten heterosexuelle Gemeinschaft. Als Beweis dafür dient dass er ein ganzes Jahr mit einem Mädchen Umgang gehabt hat, aber ohne Geschlechtsgemeinschaft.

Von der Familie kann ich noch sagen, dass die Muttersmutter geisteskrank gewesen ist. Die Mutter ist melancholisch, hat selbstmordneigungen.

Hier haben wir also einen eineiigen homosexuellen Zwilling. Der eine (E) ist ausgesprochen homosexuell. Der andere (F) war anfangs bisexuell, neigt aber jetzt mehr zu der reinen Homosexualität (Er hat in den letzten Jahren so gut als keine heterosexuelle Geschlechtsgemeinschaft gehabt). In der Familie gibt es Geisteskrankheiten.

FALL VII

Der siebente eineiige Zwilling bilden zwei Brüder, die schon in einer meiner früheren Publikationen erwähnt worden sind, (siehe diese Zeitschrift XV, 1933 „Zwillinge mit Epilepsie“, Seite 85).

Der eine junge Mann K hat von seinem 4. bis 14. Lebensjahr epileptische Anfälle gehabt (diagnose gemacht von einem Spezialisten). Dieser Epilepticus bemerkte kaum nachdem die Anfälle sich aussetzten dass er nur für Knaben fühlte, nichts für Mädchen. Einmal behauptet er, dass er mit einem Freund homosexuelle Handlungen getrieben hat, nachher nicht mehr; er war dan 18 Jahre alt. Später verstand er, dass er homosexuell war.

Wie sein Bruder L. hatte er Tanzstunden und somit auch Umgang mit Frauen; jedoch spürte er nie einen geschlechtlichen Reiz.

Er gibt sich nicht seiner homosexuellen Veranlagung hin, leidet aber sehr darunter. Uebrigens ist er eine nette, männliche Erscheinung. Er lebt auch sehr solide.

Sein Zwillingsbruder L. ist seit kurzem verlobt und ist nicht homosexuell; dieser weiss nichts von der Veranlagung seines Bruders. Die Eltern sind Vetter und Cousine.

Es ist nun die Frage, ob wir hier zu tun haben mit Homosexualität oder Pseudohomosexualität. Unter letzterer versteht man die nicht angeborene Homosexualität, die Homosexualität als eine Folge einer andern Abweichung, in diesem Fall, der früheren Epilepsie. Es ist bekannt, dass Epilepsie zu verschiedenen psychischen Störungen führen kann: Schwachsinnigkeit, Idiotie und Irrsinn. Warum könnte Homosexualität keine Folge von Epilepsie sein? In der Literatur habe ich hierüber nichts finden können. Dass dieser Grund selten vorkommt, ist wohl bewiesen, in dem HIRSCHFELD unter den 40.000 Fällen, die er geprüft hat, diesen nicht wahrgenommen hat. Trotzdem ist die Epilepsie als Grund, worauf sich die Homosexualität entwickeln kann, nicht auszuschliessen. Der Patient zeigte in seiner Jugend auch keine Zeichen von weiblichen Einschlag. Er spielte immer mit andern Jungens, liebte Jungensspiele wie sein Zwillingsbruder.

FALL VIII

M und N bilden einen zweieiigen Zwilling. Sie sehen ein ander nicht ähnlich. Man sollte selbst keine Verwandtschaft bei ihnen vermuten. Sie stammen aus einer Familie mit 3 Jungens und 3 Mäd. Der Vater ist zwei Monate vor der Geburt des jüngsten Kindes an Pneumonie gestorben. N und M waren damals 3 Jahre alt. Sie sind sehr religiös erzogen worden. Der älteste Bruder ist nervenkrank und

jähzornig. Er ist immer sehr komisch gewesen. Von den Geschwistern ist eine verheiratet. Eine der unverheirateten Schwestern ist sehr nervös, hat Wutanfälle und ist schnell jähzornig. Ein Bruder des Vaters leidet an religiösem Wahnsinn. Eine Cousine väterlicherseits ist idiot. M und N konnten nicht gut lernen; in der Elementarschule haben sie manche Klasse zweimal durchmachen müssen. Schliesslich durchliefen sie die Realschule bis zu 14 Jahren. Im allgemeinen lernte M besser als N. M ging nach der Schule in ein Manufakturgeschäft, während N zum Apothekerassistenten studieren wollte. Somit wurde N Lehrling in einer Apotheke. Der Apotheker, der verheiratet war und 5 Kinder hatte, war bisexuell. Bald fing er an, mit N homosexuelle Handlungen zu treiben. Dieser liess sich das gern gefallen. Als die Frau und Kinder des Apothekers auf Reise waren, musste N bei ihm schlafen, weil dieser angeblich Angst vor dem Alleinsein hatte. Nachts trieben sie immer homosexuelle Handlungen. Es kamen zu dem Apotheker viele homosexuelle Freunde zum Besuch. Der älteste Bruder von N, der ab und zu einmal zum Besuch kam, wurde auch manchmal von dem Apotheker zu homosexuellen Handlungen verführt. Dieser war damals 17 Jahre alt. Trotzdem ist dieser Bruder heterosexuell. Er liess es sich gefallen wegen des psychischen Uebergewichtes des Apothekers.

Zwei Jahre ist N bei ihm geblieben, während dieser Zeit er stets homosexuelle Handlungen mit ihm trieb. Als N 17 Jahre alt war, ging er fort, gab das Studium auf und ging ins Geschäft, in Agenturen. N hatte regelmässige Verbindung mit Homosexuellen. Er hatte auch einen festen Freund. Er kannte wohl Frauen und mochte sie gern; aber in sexueller Hinsicht hatte er nie etwas für eine Frau empfunden. Mit seinem Bruder M ging er oft ins Kino; aber N ging nicht gerne aus, weil er die Tanzlokale nicht liebte. Dort lernte M Frauen kennen, mit denen er später oft geschlechtlich zusammen war. N hatte das noch nie erlebt. In seiner heutigen Pension wohnt auch eine Frau, die er gerne mag und zu der er sich ab und zu sexuell etwas angezogen fühlt. Aber das kommt daher, weil diese Frau den Typ eines Mannes verkörpert. Er konnte aber nie mit dieser Frau geschlechtlich zusammen sein, obgleich sie oft veranlassung dazu gab.

N hat nun auch einen homosexuellen Freund, einen Jungen mit weiblichen Einschlag. Bei dem Zusammensein mit diesem Freund

ist N immer activ. Das liebt er sehr. N merkt auch gleich, ob ein Mann homosexuell ist. Er hat sich darin noch nie geirrt.

M ist heterosexuell. Die Brüder unterscheiden sich in ihrer Natur sehr viel voneinander. M ist grob, nachlässig, während N mehr empfindlich ist. Er empfindet es mit, wenn ein anderer Verdruß hat. Als Kind war das schon so. Wenn der Lehrer einen Jungen schlug, konnte N aus Mitleid darüber weinen.

Bis so weit die Fälle, welche ich selbst untersucht habe. In der Literatur ist nicht viel über homosexuelle Zwillinge publiziert worden. Mit Ausnahme von der Mitteilung HIRSCHFELDS auf dem Vererbungskongress 1927 in Berlin, hat nur Prof. J. LANGE in seinem Buche „Verbrechen als Schicksal“ etwas publiziert.

Er hat 2 Fälle von eineiigen homosexuellen Zwillingen beschrieben. Der eine ist discordant, doch der betreffende junge Mann hatte bei der Geburt eine Gehirnlesion, der die Homosexualität zugeschrieben wird. LANGE teilt über diesen Fall etwa folgendes mit:

Otto und Erich Hiersekorn

Die beiden jungen Männer sind ausgebildete Handwerker und tüchtig in ihrem Beruf. In ihrer Familie, die ganz unbescholten ist, sind keine seelischen Anomalien vorgekommen. Vor drei Jahren ist Otto wegen homosexuellen Handlungen mit einer kurzen Gefängnisstrafe belegt worden. Erich hat noch niemals Strafe bekommen.

Sie sind regelrecht im Leben vorwärtsgekommen, verdienen jetzt gut und leben in geordneten verhältnissen. E hat ein Verhältnis mit einem anständigen Mädchen, O. dagegen eine herzliche, eifersüchtige „Freundschaft“ mit einem sehr gebildeten, ausnehmend klugen, tüchtigen und vornehmen Mann.

Wichtig sind die körperlichen und seelischen Unterschiede der Zwillinge, die früher so ähnlich waren, dass keiner sie auseinanderhalten konnte. In der Schule mussten sie auf Wunsch der Lehrer verschiedenfarbige Anzüge tragen, um unterschieden werden zu können. Auch seelisch haben sie, mit anderen verglichen, viele Gemeinsamkeiten. Dennoch bestehen auch grundlegende Unterschiede. Zunächst einmal ist E immer wesentlich intelligenter gewesen. Er ist praktisch ungewöhnlich begabt und ist gut durch die Schule

gekommen. O dagegen war in der Schule immer begriffsstutzig und blieb einmal sitzen. Er konnte vor allem nicht rechnen. E ist ernst, gerade, offen, absolut wahrhaftig, stetig. Er weiss immer, was er will, von gesundem Selbstbewusstsein und ausgesprochen männlich. Er ist nicht besonders erregbar, nicht empfindlich, aber nachtragend und setzt seinen Kopf durch. Beleidigen lässt er sich nicht. Er geht dann aus sich heraus und verteidigt sich angemessen.

Ganz anders Otto: er war immer in den Lumpereien voran, war immer heiterer, schwindelt gern mal ein bisschen, übertreibt, macht den Leuten etwas vor und glaubt zum Schlusse fast selbst daran. Er ist nicht unoffen, man kann ihm aber doch nicht trauen. Dabei ist er ablenkbar, stark beeinflussbar, launisch und unstet. Immer ist er mit dem Munde voran. Er ist eitel und ruhmredig, ganz allgemein, vor allem aber von seinen körperlichen Vorzügen eingenommen. Immer strebt er nach Besserem, sucht eine Rolle zu spielen. Sein Tempo ist rascher. Er ist vielseitig interessiert, aber oberflächlich und in seinen Neigungen wechselnd. Er ist reizbar, empfindlich, braust leicht auf, läuft gleich rot an, trägt aber nicht nach.

Nach Alkohol wird E müde, schläfrig, bei O dagegen „hebt sich den Geist“.

E hat immer Knabenspiele bevorzugt, O. dagegen schob gern den Kinderwagen, machte gern Kindsmagd, half gern in der Küche und war überhaupt immer mehr auf weibliche Tätigkeiten eingestellt. Beide Brüder vertrugen sich immer ausgezeichnet. Eifersucht kennen sie nicht gegeneinander. Nur meinte O. beim Essen immer, er werde benachteiligt.

O war eher geschlechtsreif. Er masturbierte, nicht viel, tut dies auch jetzt noch gelegentlich. E auch. Bei ihm vollzog sich alles sonst geradlinig und regelrecht. Er hatte mit 19 Jahren den ersten Sexualverkehr und hat, seinem Temperament gemäss, bisher erst drei sexuelle Verhältnisse gehabt (also in 5 Jahren). Mit seinem jetzigen Mädchen, das er heiraten will, geht er nun 9 Monate, ohne dass es bisher zum geschlechtlichen Verkehr gekommen ist. Homosexualität ist ihm eklig. Er kann sich so etwas nicht bei einem Manne vorstellen. E hat bei Frauen immer viel Glück gehabt und ist stolz darauf.

O hatte schon beim Erwachen des Sexualtriebes Gefallen an Buben und Männerkörpern gehabt, jedoch ohne sexuelle Hintergedan-

ken, ohne bewusste sexuelle Erregung. Damals trieb er auch nie mutuelle Onanie, doch ging er sehr gern zum Baden. Die erste bewusste und überraschende sexuelle Erregung männlichen Wesen gegenüber hatte O im 18. Lebensjahre, als er sich gelegentlich bei einer militärischen Formation meldete und dabei viele nackte junge Männer zugleich sah. Vorher schon hatte er, ohne rechte Freude, gelegentlich Verkehr mit einem weiblichen Wesen gehabt. Auch nach jenem ersten homosexuellen Erlebnis setzte er das noch eine Zeitlang fort. Jetzt hat er seit langen Jahren mit Weibern nichts mehr zu tun. Sie reizen ihn in keiner Weise. O's sexuelle Neugier war stets sehr stark. Er las viel über Geschlechtliches, suchte dann Männergesellschaft bewusst auf und liess sich „verführen“; verführte dann auch selbst einmal einen jungen Mann. Er kam ins Gerede, wurde, als er auf der Strasse „nach Strichjungenart“ flanierte, von einem Kriminalbeamten abgefasst und gestand offen zu, ohne dass er das nötig gehabt hätte. Strichjunge ist er in Wirklichkeit nicht gewesen. Er bekam eine Strafe von 14 Tagen Gefängnis.

Jetzt ist O ausgesprochen investiert eingestellt, und zwar mehr passiv. Bei der körperlichen Untersuchung fiel er durch sein an das Gebaren eines Mädchens bestimmten Sorte erinnerndes Verhalten auf, schon beim Betasten des Kopfes: Tiefschnaufen, Augenverdrehen, sexuelle Mimik. Dadurch kam es überhaupt erst zur Aufdeckung der Vorgeschichte. Die Untersuchung war in einer laufenden Zwillingsuntersuchung vorgenommen worden.

Beide Zwillinge haben anscheinend bei der Geburt gelitten. E hat von frühester Kindheit an einen Schaden an der einen Schulter, O dagegen eine schlaaffe rechte Gesichtshälfte und darauf einen organisch anmutenden Tic. Für den Wissenden erscheint es einfach unnachweislich, einen Zusammenhang zwischen Hirnschaden und abnormer Sexualverfassung anzunehmen. Damit aber scheint die Diskordanz hinsichtlich der Gesetzesübertretung ganz vorwiegend auf grobe, in den Körper eingreifende Einflüsse zurückführbar, die freilich hier wie allenthalben nur im Zusammenwirken mit besonderen Erlebnissen bedeutsam werden. Aber die letzteren würden unwirksam bleiben, käme ihnen nicht die exogen entstandene Einstellung entgegen.

Der andere Fall, den LANGE beschreibt, betrifft einen konkordanten eineiigen Zwilling. Die Geschichte ist etwa wie folgt:

G e b r ü d e r M a a t

Die beiden extrem ähnlichen Zwillinge entstammen einer ausgezeichneten Familie. Sie sind beide äusserst nervös, haben neurotische Erscheinungen der verschiedensten Art, Angstzuständen, anfallsartigen Störungen; der eine hatte vorübergehend auch Zwangserrscheinungen. Sie waren äusserst schwer erziehbare Kinder und haben beide kein eigentliches Ziel erreicht. Jetzt leben sie seit Jahren getrennt.

Sie sind extrem kalte, egozentrische Menschen, ohne jede Menschenliebe, ohne Mitleid, Ehrfurcht und Respekt, ohne Anhänglichkeit an die Eltern oder irgendeine andere Person. Untereinander haben sie sich bis zum Ende der Pubertät schlecht vertragen. Dann hat die Not sie einander ein wenig genähert. Über eine Interessengemeinschaft hinaus ist es aber kaum gekommen.

Von der Pubertät an hatten beide Beziehungen zu Gleichgeschlechtlichen, ja, sie liessen sich lange Zeit hindurch von einem homosexuellen Freund aushalten, und zwar so lange dieser über reichliche Mittel verfügte. In Deutschland sind sie nicht in Strafe gekommen, doch wurde in einem fremden Lande wegen homosexueller Umtriebe der eine gefänglich eingezogen, während der andere sich der Inhaftierung durch rechtzeitige Flucht gerade noch entzog.

Der gegenseitige Einfluss spielt bei der Inversion sicher keine Rolle. Jede Frage nach gemeinsamen Erfahrungen sexueller Art, mutueiler Onanie, gemeinsamer Verführung u.s.w. wird verneint. Erst lange nach deren Erwachen entdeckten die Brüder die gemeinsamen Neigungen und benutzten die gemeinsame Fähigkeit, aus ihren perversen Einstellungen einen Unterhalt zu machen.

Entsprechende Veranlagungen scheinen in der Familie sonst nicht vorhanden zu sein, wohl aber andere sexuelle Anomalien. Heute scheint der eine Bruder zum mindesten ganz vorwiegend heterosexuell, der andere bisexuell eingestellt zu sein.

Ich (LANGE) brauche diesem Bericht eigentlich kein Wort hinzuzufügen. Dass hier die Anlage eine ganz entscheidende Rolle spielt, ist wohl fraglos. Immerhin dürfte die gegenseitige Beeinflussung mit dafür ausschlaggebend gewesen sein, dass die Brüder sich strafbar machten. Hier kann man freilich Anlage und Umwelt schlechterdings nicht voneinander trennen.

Wie haben also im Vorstehenden 6 Fälle konkordanten homosexuellen eineiigen Zwillingen beschrieben. Ein siebenter Fall ist diskordant, aber ist nach unserer Meinung vielleicht pseudohomosexuell, entstanden als Folge früherer epileptischen Anfälle. So ist uns nicht gelungen, bei unserem Suchen nach mehreren diskordanten Fällen, einen zu finden. Die 6 konkordanten Fälle, zusammen mit denen aus der Literatur, ergeben zusammen 14 konkordanten Fälle während zwei diskordant sind, welche aber sehr wahrscheinlich zu den pseudohomosexuellen gerechnet werden müssen.

Weiter haben wir einen diskordanten homosexuellen zweieiigen Zwilling gefunden. HIRSCHFELD teilt mit, mehrere diskordante, zweieiige homosexuelle Zwillinge untersucht zu haben, aber nennt leider die Anzahl nicht. Alle zusammengenommen sind es noch nicht sehr viele. Aber doch können wir mit sehr grosser Wahrscheinlichkeit hieraus schliessen, dass die reine Homosexualität erblich bedingt ist. Wir unterschreiben hierdurch also die Meinung, die anfangs am meisten von HIRSCHFELD verteidigt ist und jetzt allgemein von den Sexologen angenommen wird.

Leider ist der Gesetzgeber in den meisten Ländern noch nicht soweit, um dieses wissenschaftliche Ergebnis zu erkennen. Darum wird die Homosexualität in der Gesetzgebung ganz anders betrachtet als die Heterosexualität; als etwas abweichendes, minderwertiges, unsittliches. Die offizielle Wissenschaft kann sich mit diesem Standpunkte nicht mehr vereinen. Wir können an dieser Stelle darüber weiter nichts sagen. Wie haben nur das Ziel, die Aufmerksamkeit hierauf zu lenken.

LITERATUR

- BATESON, W. & PUNNETT, R. C. The heredity of sex. Science W. S. XXVII.
BLOCH, IWAN. 1903. Beiträge zur Ätiologie der Psychopathia sexualis; Dresden.
BLOCH, IWAN. 1918. Das Sexualleben unserer Zeit.
FREUD, SIGM. 1910. Drei Abhandlungen zur Sexualtheorie; Leipzig und Wien.
GOLDSCHMIDT, R. 1920. Mechanismus und Physiologie der Geschlechtsbestimmung. Berlin.

- HAVELOCK ELLIS. 1911. *Geschlecht und Gesellschaft*. Translated by Hans Kurella.
- HIRSCHFELD, M. 1896. *Sappho und Sokrates. Wie erklärt sich die Liebe der Männer und Frauen zu Personen des eigenen Geschlechts?* Leipzig.
- HIRSCHFELD, M. 1914. *Die Homosexualität des Mannes und des Weibes*. Berlin.
- HIRSCHFELD, M. 1918. *Sexualpathologie*. Berlin.
- HIRSCHFELD, M. 1928. *Erberfahrungen über Intersexualität. Zeitschrift für Vererbung und Geschlechtsleben*.
- KRAFFT-EBING, R. VON. 1877. *Psychopathia sexualis mit besonderer Berücksichtigung der konträren Sexualempfindung*. Stuttgart.
- KRAFFT-EBING, R. VON. 1884. *Zur Lehre von der konträren Sexualempfindung*. 1884.
- KRAFFT-EBING, R. VON. 1895. *Der Konträrsexuelle vor dem Strafrichter*. 1895.
- LANGE, JOHANNES. 1929. *Verbrechen als Schicksal. Studien an kriminellen Zwillingen*. Leipzig.
- MOLL, ALBERT. 1891. *Die konträre Sexualempfindung*. Berlin.
- RÖMER, L. S. A. M. VON. 1905. *Het uranische gezin*. Amsterdam.
- RÖMER, L. S. A. M. VON. *Die erbliche Belastung des Zentralnervensystems bei Uraniern, geistig gesunden Menschen und Geisteskranken. Jahrbuch für sexuelle Zwischenstufen, Jahrgang VII*.
- SCHWARZ, OSWALD. 1931. *Über Homosexualität*.
- STEINACH, E. 1912. *Willkürliche Umwandlung von Säugetiermännchen in Tiere mit ausgeprägt weiblichen Geschlechtscharakteren und weiblicher Psyche. Pflügers Archiv*, 144, 71.
- WESTPHAL. 1870. *Die konträre Sexualempfindung. Archiv für Psychiatrie, Band II*.
- WOLF, WALTER. 1925. *Erblichkeitsuntersuchungen zum Problem der Homosexualität. Archiv für Psychiatrie und Nervenkrankheiten, Band 73, Heft 1*.

A FAMILY WITH ALBINISMUS CIRCUMSCRIPTUS

(From the Dutch Institute for Human Genetics and Racebiology. Medical Statistical Department for Human Genetics. Director: J. SANDERS, M.D. and The Department for Skin-diseases of the University of Leyden. Director: Prof. H. W. SIEMENS)

by

J. SANDERS, M.D.

(Received for publication October 4th 1934)

With 1 textfigure and 10 figures on 1 plate

Professor GORTER of Leyden University one day drew my attention to a boy with a lock of white hair in the fronthair and white spots upon breast and legs. His mother was said to have the same peculiarities. This was reason enough for me to investigate the whole family; and I was able to find 20 cases with this anomaly.

Pigmentanomalies are rather common. Total lack of pigment is rare, and is called albinismus universalis. In Holland I think there are about 200 albinos. But localised lack of pigment like a white lock (called poliosis) and white spots of the skin (called albinismus circumscriptus) is still rarer than a total lack is.

Thus may be understood that the literature about albinismus circumscriptus is not very extensive. NEWTON MILLER describes in the Journal of Heredity a family with white fore-locks. A man immigrated in 1821 with his three daughters from England to New-Brunswick in Canada. His only son followed two or three years later and made his home also in this town. This son had a white fore-lock and MILLER found 45 of his descendents with such a lock or with albinismus circumscriptus of other localisation to 51 without it. He does not give a description of all cases in detail, but says following: „The white lock located on a white patch of skin on or near the

median line of the forehead and crown in the family stands out prominently in contrast to the black or brown hair adjoining. In addition, other colorless spots are to be found on the bodies of some of the individuals possessing the „flare”. One boy has a white heart-shaped spot on the forehead just below the white lock hair, a white heart-shaped spot on the right knee with a ribbon running down the leg and encircling the ankle, and a white mark on the abdomen. Another boy, now 12 years of age, had in his early childhood a patch of yellowish hair on the back part of his hair.”

MILLER finds that the abnormality behaves as a simple dominant. He concludes that this applies equally well to the cases of RIZZOLI (1877), HARMAN (1909) and CANE (1912). These pedigrees give the proportion of those with to those without the albinic lock as 17 to 15, 23 to 15 and 23 to 13, respectively.

MEIROWSKY and SPICKERNAGEL describe a family with 18 persons with the albinic lock and 27 without it. Of more importance as this numbers is the localisation of the spots. These are on the abdomen, the knees and the forehead, just as in the

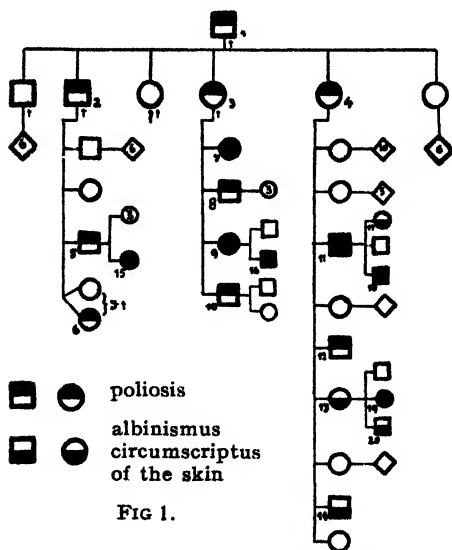


FIG 1.

cases of MILLER, above described. MEIROWSKY and SPICKERNAGEL conclude that the localisation of the spots can be inherited, but it is not necessary. MEIROWSKY finds a great concordance between these spots in this family and in those, found at the negroes in

Nyassaland. Because human spots agree with those of animals, he concludes the localisation is

phylogenetically determined.

I found in the family the following cases (cf. figure 1):

No. 1. Number 4 told me, that her father has had a large white fore lock. She did not know if he has had white spots on his body or

knees, because she was rather young, when he died. Her sister confirmed all this.

No. 2. His wife told me, that he had poliosis between his fronthair, but as far as she could remember, no albinismus circumscriptus on body or legs.

No. 3. Her husband told me that she had poliosis between her fronthair, but no white spots on body or legs.

No. 4. Is still living; has had poliosis between the fronthair, but she now has grey hairs; so we can't yet see it.

No. 5. Has poliosis of some fronthairs.

No. 6. The mother told me, that her child, that died young, had poliosis; she did not remember anything about white spots on body or legs.

No. 7. Has poliosis of the fronthair and albinismus circumscriptus on breast and belly in the shape of a square. This square covers a part of the mons veneris and the hair, growing there, is white; so she also has poliosis of a part of the hair of the mons veneris.

No. 8. Has poliosis of the fronthair, in his youth more than now. It is now disappearing.

No. 9. Has the same as her sister no. 7, but no poliosis of the hair of the mons veneris.

No. 10. Has poliosis of a few fronthairs. (fig. 2).

No. 11. Has poliosis of the fronthair and albinismus circumscriptus on the legs below the knees. Has poliosis of the hairs, growing on these white spots on the legs.

No. 12. Has poliosis of the fronthair.

No. 13. Has had large albinismus circumscriptus on the legs below knees in mapshape, when she was a child, but it is now disappeared.

No. 14. Has albinismus circumscriptus on and below the knees, and poliosis of the hair growing on these spots.

No. 15. Has poliosis of the fronthair and a white spot on the abdomen. (fig. 3).

No. 16. Has the same anomalies as his mother, and extensive albinismus circumscriptus on the elbows and on and below the knees in mapshape. In the white spots we find pigment-spots and the lines of demarcation are very pigmented. (figs. 4—9).

No. 17. Has extensive albinismus circumscriptus on and below the knees, on the right knee more than on the left, and a white spot on the abdomen. (fig. 10).

No. 18. Has poliosis of the fronthair and albinismus circumscriptus on and below the knees. (fig. 11).

No. 19. Has some poliosis of the fronthair and extensive albinismus circumscriptus on and below the knees, and a white spot on the abdomen.

No. 20. Has some poliosis of the fronthair.

We have investigated all patients, excepted the numbers 2, 3 and 6, because they are dead.

So we see here in 20 cases a localised lack of pigment, but on different places. We can distinguish four localisations:

- a. poliosis of the fronthair.
- b. albinismus circumscriptus on the forehead.
- c. albinismus circumscriptus on the abdomen.
- d. albinismus circumscriptus on and below the knees.

Each of these localisations can be more or less extensive. With babies the anomalies are most in evidence, but they seem to disappear gradually, so that in older ages we can hardly observe them, just the same as in the cases of MILLER. The spots in our family have the same localisation as those described in the families by RIZZOLI, HARMAN, CANE, MILLER, FRASSETTO and MEIROWSKY and SPICKERNAGEL. We did not find that the especial localisation of the white spots is inherited. Parents with a slight anomaly are seen to have children with extensive ones and vice versa. So there is existing a great phenotypical variety.

The anomaly is simple dominant. Nobody can inherit it unless one of his (her) parents possesses it. When we count up all the children of the individuals who have the anomaly, we get 40 persons, 20 of which have it. This is exactly in accordance with MENDEL'S law¹⁾.

The numbers, counted to the numbers, found by other authors, give:

¹⁾ MEIROWSKY found under his material some conductors. I think, that these persons are not real conductors, but that they have had in their youth white spots, which are now disappeared. He says, that the spots of others now are less evident than in their youth. I heard from my patients the same observation.



Fig. 2. Patient no. 10



Fig. 3. Patient no. 15



Fig. 4. Patient no. 16

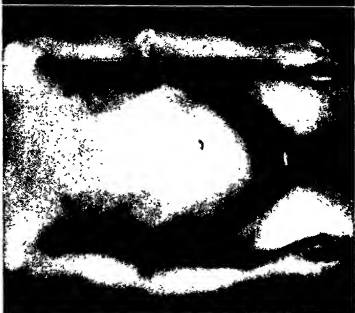


Fig. 5. Patient no. 16



Fig. 6. Patient no. 16

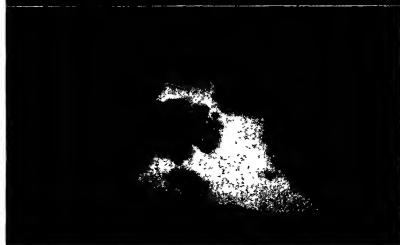


Fig. 7. Patient no. 16

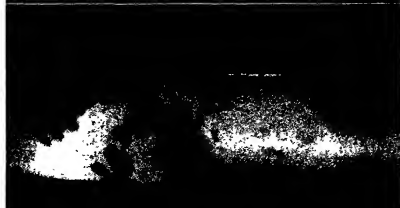


Fig. 8. Patient no. 16

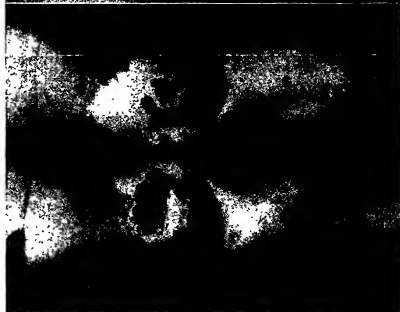


Fig. 9. Patient no. 16



Fig. 10. Patient no. 17



Fig. 11. Patient no. 18

	albinismus circumscriptus	
	with	without
RIZZOLI (1877)	17	15
HARMAN (1909)	23	15
FRASSETTO (1910)	13	10
CANE (1912)	23	13
MILLER (1915)	45	51
MEIROWSKY and SPICKERNAGEL (1926)	18	27
SANDERS (1934)	20	20
Total	159	151

LITERATURE

- CANE, M. H. 1912 Hair and its heredity. *Eugenics Review* Vol. IV
- FRASSETTO, F. 1910. Casi di albinismo parziale ereditario. Estratto dagli atti della Società Romana di Antropologia, Vol. XV, Fasc. II.
- FRASSETTO, F. 1912 A proposito di albinismo parziale ereditario Estratto dalla rivista di antropologia, Vol. XVII, Fasc. III.
- HARMAN, N. B. 1909. A study in heredity. Six generations of piebalds. *Trans. Ophthal. Soc.* XXIV.
- MEIROWSKY and SPICKERNAGEL. 1926. Ueber Vererbung und Lokalisation der Scheckenbildung sowie ihre Bedeutung für die Naevusätiologie. *Archiv für Dermatologie und Syphilis*, 150. Band.
- MILLER, NEWTON. 1915. Heredity of white fore-lock. *The journal of heredity*, volume VI.
- RIZZOLI, FRANCESCO. 1877. Ciocca di capelli bianchi alla fronte congenita ereditaria. *Bulletino delle scienze Mediche pubblicato per cura della Società Medico Chirurgica di Bologna*. Ser. V., Vol. 23

ZUR FRAGE DES WIEDERHOLTEN AUFTRETENS VON DEFEKTERSCHINUNGEN

von

Dr. WILHELM WEINBERG

Tübingen

(Manuskript eingegangen am 30. Mai 1934)

Bereits Ende 1909 habe ich (A.f. Rassen- und Gesellschaftsbiologie S. 326) die Häufigkeit mehrerer Zwillingsgeburten in derselben Sippschaft untersucht und Erwartung und Erfahrung auf Grund derselben Formel verglichen, die BERNSTEIN neuerdings ebenfalls gebracht hat. Ich fand anstatt 49 erwartungsmässiger Fälle dieser Art in Stuttgart, wo ich sämtliche Zwillingsgeburten seit 1806 zu sammeln in der Lage war, deren 93. Eine besondere Berechnung des mittleren Fehlers habe ich damals nicht beigelegt. Dies erschien aus folgendem Grunde bei diesem Gegenstand auch unnötig.

Da Zwillingsgeburten mit 1% aller Geburten praktisch zu den s e l t e n e n Ereignissen gehören und ich das Verfahren schon lange durch WESTERGAARDS Erstlingswerk kannte, so genügte es mir die absolute Grösse des mittleren Fehlers als Quadratwurzel aus der Zahl der erwarteten Ereignisse, also $= \sqrt{49}$ oder 7 zu berechnen und den Überschuss der Erfahrung mit 44 als das etwa 6 fache des mittleren als genügende Sicherung des Befundes zu betrachten.

Man könnte nun allerdings weitergehen und sämtliche Zwillingsgeburten als Doppelfälle der Erhaltung der Frucht betrachten, wenn man jede Einzelgeburt als „missglückten“ Doppelfall der Erhaltung betrachten darf, indem man mit DAHLBERG, CURTIUS und VON VERSCHUER in jedem Ei vor der Abstossung des zweiten Richtungkörpers eine künftige Doppelfrucht sieht. Da die Zwillingsgeburt aus einem Doppelei ziemlich genau 1% aller Geburten ausmacht, so

kann man wegen der Seltenheit dieses Ereignisses ohne grossen Irrtum den mittleren Fehler der Erwartung auf $0,1 = 10\%$ aller Geburten berechnen und sich überzeugen, dass die Erfahrung wesentlich innerhalb dieses Fehlerspielraums bleibt.

Nun hat BERNSTEIN das Vorkommen von Doppelfällen (einschliesslich weitergehender Häufungen) zum Gegenstand einer Untersuchung an Sippschaften gemacht, bei denen ein Defekt mindestens in der Sippschaft vorkam und zwar unter der Voraussetzung, dass es sich um ein recessives Merkmal handle.

Liefert eine $DR \times DR$ -Kreuzung das Merkmal R mit Wahrscheinlichkeit $p = 1/4$ oder $DR \times RR$ dasselbe mit Wahrscheinlichkeit $1/2$ so erhält man eine für beide Fälle gemeinsame Formel

$$(1) \quad \frac{k p q^{k-1}}{1 - q^k - k p q^{k-1}}$$

als absolute Zahl der Defekten für Sippschaften von der Grösse k mit mehreren Defekten ¹⁾).

Die von mir mitgeteilte Bearbeitung der Stichprobenfrage ergibt nun eine Erweiterung dieser Formel für den Fall, dass die Träger eines irgendwie beschaffenen recessiven Merkmals R nur rein zufällig als solche erkannt und ausgelesen werden, wobei die Ursache dieser Auslese ja gleichgültig sein mag.

Wenn dies nun auch keineswegs in der Natur vorkommt, so bietet doch diese Betrachtungsweise den Vorteil eines Vergleiches von Erfahrung und Erwartung, aus dem sich die Bedeutung des nicht Zufälligen erkennen lässt.

Für sämtliche einseitig erfassten Sippschaften habe ich nun als Erfolg einer solchen Auslese die allgemeine Formel (3)

$$E = \frac{k p [1 - (1 - r) (1 - p r)^{k-1}]}{1 - (1 - p r)^k} \quad (2)$$

angegeben; die Formel für Auftreten mehrerer Recessiven in einer Sippschaft ergibt sich dementsprechend als

$$E_2 = \frac{k p [1 - (1 - r) (1 - p r)^{k-1} - k r q^{k-1}]}{1 - (1 - p r)^k - k p r q^{k-1}} \quad (3)$$

Der letzte Posten in Zähler und Nenner gleichlautend, entspricht

¹⁾ Da s in den Fragen des Schliessens auf den Wert von Stichproben eine besondere Rolle spielt und s² die Varianz der Erfahrung im Gegensatz zu dem σ^2 der Erwartung bedeutet, so habe ich die Bezeichnung der Familiengrösse (Kinderzahl) mit k aufrecht erhalten.

der Zahl der Sippschaften mit nur einem Recessiven und ihrer recessiven Kinder. Dies ist eine einfache Angelegenheit und das Weitere zu (2) bereits in A für Rassen- und Gesellschaftsbiologie Bd 23 und 27 ersichtlich. Man wird sich leicht überzeugen können, dass mit $r = 1$, also Aufhebung jeder Auslese, die obige Formel (1), die ich schon 1909 und 1912 (in derselben Zeitschrift) angegeben habe, also nicht BERNSTEIN oder APERT verdanke, wieder auftritt. Die erweiterte Form dient gleichzeitig der Behandlung von Fragen der Manifestation und des Einflusses von Aussenfaktoren.

Noch unerledigt ist aber die Frage des mittleren Fehlers, da BERNSTEINs Formel bei dem Sonderfall $r = 1$ eine problematische Formel enthält. Wir müssen daher von dem ausgehen, was BERNSTEIN richtig angab und auf dessen Begründung eingehen.

Da $\frac{p}{1 - q^k}$ die Zahl der recessiven Kinder in einer, nach dem Befund, solcher ausgelesenen Sippschaft als relative Durchschnittshäufigkeit darstellt, so liegt es nahe für die Varianz der Erwartung $v^2 = \frac{p}{1 - q^k} \left[1 - \frac{p}{1 - q^k} \right] = \frac{pq(1 - q^{k-1})}{(1 - q^k)^2}$ und das Quadrat des mittleren Fehlers $M_1^2 = \frac{v^2}{N}$ zu berechnen, wenn N , wie üblich den Umfang des Kollektivs bedeutet.

Und es würde naheliegen für die Sippschaften mit mehrfachen Besetzung mit dem recessiven Merkmal die Formel $E_1(1 - E_1)$ zu wählen, in dem man $E_1 = \frac{p(1 - q^{k-1})}{1 - q^k - kpq^{k-1}}$ setzt.

Wenn dies nicht geschieht, sondern man einen anderen Wert wählt, so geschieht dies mit Rücksicht auf folgende Überlegung. Das Quadrat des mittleren Fehlers soll als gewogenes Mittel aus den verschiedenen Fehlerquadraten hervorgehen, welche den verschiedenen Kollektiven gleicher Grösse unter Berücksichtigung ihrer Wahrscheinlichkeit entsprechen. Geht aus derselben Urne ein Kollektiv von Grösse k hervor mit Wahrscheinlichkeit $w_x = \binom{k}{x} p^x q^{k-x}$, wobei $q = 1 - p$, und überlegt man, dass bei einem Vorkommen von x Recessiven das Kollektiv die Varianz $v^2 = x(k - x)$ hat, so ergibt sich als durchschnittliche Varianz für alle möglichen Kollektive gleicher Grösse

$$v^2 = \sum w_x v_x^2 x (k - x) \text{ und } \frac{pq (1 - kq^{k-1} + (k-1)q^k)}{(1 - q^k)^2}$$

$M_2^2 = \frac{v^2}{k}$ ergibt den mittleren Fehler M^2 , der allerdings kleiner ist als der oben angegebene M_1 .

Nun ist nach Definition

$$v_x^2 = \binom{k}{x} p^x q^{k-x} x [k - x] = \\ = k(k-1) pq \sum \frac{(k-2)!}{(x-1)!(k-x+1)!} p^{x-1} q^{k-x-1}$$

und es wird sowohl v_0^2 wie v_k^2 je gleich 0, weil $x(k-x)$ mit $x=0$ wie mit $x=kv^2=0$ wird¹⁾.

Der Wert v_1^2 aber fällt aus, wenn nur die mehrfach mit dem Merkmal besetzten Sippschaften gezählt werden, es wird nur

$$v^2 = \sum_{x=2}^{x=k} w_x v_x^2 x (k-x) = \sum_1^k \binom{k}{x} p^x q^{k-x} x (k-x) \text{ verlangt.}$$

Um die durch Σ angedeutete Summe durch einen einzigen Ausdruck zu ersetzen, addiert und subtrahiert man gleichzeitig

$$w_1 v_1^2 = \binom{k}{1} p^1 q^{k-1} 1 (k-1) = k(k-1) pq^{k-1}$$

und erhält so den Ausdruck

$$v^2 = \sum_1^k \binom{k}{x} p^x q^{k-x} x (k-x) - \binom{k}{1} p^1 q^{k-1} 1 (k-1) = \\ = S - k(k-1) pq^{k-1}$$

wobei $S = k(k-1) pq \sum_1^s \left\{ \binom{k-2}{x-1} p^{x-1} q^{k-x-1} \right\}$ und da der Inhalt der Klammer = 1,

$$S = k(k-1) pq!$$

Somit wird

$v^2 = k(k-1) pq (1 - q^{k-2})$ und nicht wie $k(k-1) p^2$ wie BERNSTEIN angibt, der allerdings einer anderen Definition folgte.

Fussnote: bei allen Formeln welche die Varianz betreffen, müsste eigentlich mit R^2 dividiert werden, dies wurde bis zum Auftreten des Endwertes M^2 absichtlich unterlassen, um die Uebersichtlichkeit der Ableitungen möglichst wenig zu stören.

Man kann allerdings

$v^2 = k(k-1)pq$ schreiben, dabei ist aber y von dem Werte von p abhängig und nicht allgemein $y = 1$. Daher ist BERNSTEINS Formel genauer zu untersuchen.

Warum nun BERNSTEIN als endgültige Formel

$M^2 = E(1-E) + k(k-1)p^2$ anführt, das gehört in das Kapitel der Verwertung von Stichproben.

Ohne Teilung des Materials in verschieden stark mit R besetzte Sippschaften durfte man, BERNSTEIN folgend, mit $M^2 = R(1-R)$ auszukommen glauben. Aber dieser Wert wird bei Ausschaltung der Einzelfälle negativ und verlangt somit, da M^2 als Quadratzahl unbedingt positiv ausfallen muss, nach einer Ergänzung, die BERNSTEIN in $k(k-1)p^2$ formell richtig angegeben hat, ohne aber den Leser einer Begründung zu würdigen, ausserdem verschwindet der Posten mit dem Faktor p^2 grossenteils, weil sich im Zähler damit verschene Posten grossenteils aufheben, und der dann verbleibende Rest erhält im Zähler den gemeinsamen Faktor pq .

Nach Erschliessung dieser störenden Momente muss es aber bei $r = 1$ richtig $M^2 = E(1-E) + k(k-1)pq(1-pq^{k-2})$ heissen.

Aber ein Fehler ist es wenn man gar nicht mit Hemmungen der Manifestation einer Anlage rechnet und das Zurückbleiben der Erbzahl hinter der Erwartung einfach mit Verschliessungen der Wahrheit abtut. Diese trübe Quelle kennen ärztliche Erbforscher, denen doch die wichtigste Aufgabe, die Erschliessung des Bedachtungsmaterials zufällt, schon lange. Als ich 1912 mit RÜDIN wegen der Schizophreniestatistik in Berührung trat, betraf meine erste Frage diese Quelle der Ungenauigkeit; der Erbforscher muss diesen Faktor ausschalten oder seine Bedeutung beurteilen können, wenn er auf Erfolg rechnen will und dies hat mich zu der Forderung räumlich und zeitlich vollständigen Materials bei wichtigen Defekten geführt und z.B. bei der Schizophreniefrage zur Forderung der Erfassung der Verbrecher und Selbstmörder neben den nicht internierten Psychopathen, wobei man mit 20—30% der als zu Schizophrenie Veranlagten zu rechnen hat, statt der 10% zu denen die Irrenstatistik allein führt. Die Aufgabe der Erbforschung erschöpft sich also durchaus nicht mit dem Nachweis der Zahl $\frac{1}{4}$ und $\frac{1}{2}$, man muss ohnehin mit Versagern rechnen, in dem man p mit dem alten Bruch y als variablem Manifestationsfaktor zu multiplizieren und mit Kreuzungsgemischen zu rechnen lernt.

Der Auslesefaktor ist nichts anderes als y und die reinzufällige Stichprobenauslese nur eine Variante der Manifestationsstörungen, und nur eine zweckmässige Arbeitshypothese, auf die man vorläufig, bis man die wahren Ursachen der Manifestationshindernisse kennt, eben nicht ganz verzichten kann.

Wenn man nun allgemein $r < 1$ einführt, so erhält man eine erweiterte Formel für M^2 auf Grund folgender Überlegung.

Man muss feststellen wie häufig Sippschaften mit x Recessiven von der Auslese nicht erfasst werden und das Ergebniss von dem für die unausgelesene Gesamtheit abziehen.

Für ein Kollektiv mit x R ist die Wahrscheinlichkeit der Nicht-erfassung

$$u = (1 - r)^x$$

und der Varianzenwert aller nicht erfassten Kollektive

$$\begin{aligned} \sum w_x v_x^2 u_x &= \sum \binom{k}{x} p^x q^{k-x} (1-r)^x (k-x) = \\ &= k(k-1) pq (1-r) \sum_{x=1}^{k-2} (p(1-r) + q)^{k-2} = \\ &= k(k-1) pq (1-r) (1-pr)^{k-2} \end{aligned}$$

und für Sippschaften mit mindestens zwei R ergibt sich als Gesamtzahl der Varianzen $v_{M,2}^2 = k(k-1) pq (1-r) [(1-pr)^{k-2} - rq^{k-2}]$ während für die Gesamtheit aller Doppelfälle von R bis $r = 1$

$$v^2 = k(k-1) pq (1-q^{k-2})$$

ist. Die Differenz von v^2 und v_M^2 ergibt sich als Summe der Varianzen für die erfassten Sippschaften mit 2 und mehr Recessiven

$$v_2^2 = k(k-1) pq [1 - (1-r)(1-pr)^{k-2} - rq^{k-2}]$$

und da die Zahl der erfassten Sippschaften

$$1 - (1-pr)^k - kprq^{k-1}$$

so ergibt sich als relativer Wert für M^2

$$M^2 = \frac{k-1}{k} \frac{pq [1 - (1-r)(1-pr)^{k-2} - rq^{k-2}]}{1 - (1-pr)^k - kprq^{k-1}} + \frac{E_2 (1 - E_2)}{k}$$

wobei aber $E_2 (1 - E_2)$ derselben Faktoren im Zähler, nämlich pq^{k-1} bzw. $(1-pr)^{k-2}$ enthält wie der erste Posten. $E_2 (1 - E_2)$ stellt dabei den empirisch ermittelten Wert in seinem theoretischen Mittel dar, das man nur auf Grund grossen Materials oder wiederholter Stichproben schätzen darf. Selbstverständlich ist aber das Pro-

blem damit nicht restlos erledigt. Die Erfassung von irgend welchen, auch nicht defekten, Merkmalen, erfolgt ja niemals zufällig. Man hat stets damit zu rechnen, auch abgesehen von den möglichen Wirkungen einer Todesauslese, dass sich die besonders stark und besonders schwach mit dem untersuchten Merkmal besetzten Sippschaften entweder zu häufig oder zu selten gegenüber dem Durchschnitt vorfinden, je nachdem Anziehung oder Abstossung vorherrscht. Aber das festzustellen ist reine Angelegenheit der Erfahrung und diese bedarf der Gegenüberstellung der Erwartung. Die Berechnung eines mittleren Fehlers hat nur einen Sinn für die Erwartung.

Herr Dr. SCHULZ in München hat meine Formeln für die Berechnung der Anzahl der Defekten in mehrfach damit besetzten Sippschaften erhalten und ebenso die des mittleren Fehlers und wird sie bei Untersuchung der Fragen der Schizophrenie auszuwerten Gelegenheit haben.

Ich selbst behalte mir vor die Methode der Doppelfälle am Zwillingen zu demonstrieren.

Nicht übersehen werden darf die Frage ob man bei Einwirkung von Ausseneinflüssen oder bei Polymerie mit einheitlichen Kreuzungen zu rechnen hat und inwieweit durch Kreuzungsgemische die Erwartung und deren mittlerer Fehler verändert werden.

THE MOVEMENTS OF CHROMOSOMES WITHIN THE CELL AND THEIR DYNAMIC INTERPRETATION

by

P. CH. KOLLER,
Institute of Animal Genetics, Edinburgh
(Received for publication May 12th 1934)
With 5 figures and 6 plates

CONTENTS

	Page
INTRODUCTION	447
I. <i>The spindle mechanism in cell division</i>	448
II. <i>Somatic pairing</i>	452
III. <i>The behaviour of the attachment constriction before anaphase</i>	455
IV. <i>Segregation of chromosomes at anaphase</i>	456
V. <i>The behaviour of the attachment constrictions at anaphase</i>	458
VI. <i>The nature of the forces determining chromosome movements</i>	461
CONCLUSIONS.	463
PLATES V—X.	
REFERENCES	465

INTRODUCTION

Besides the changes in internal and external structure which the chromosomes undergo during mitosis and meiosis, they also exhibit a series of positional changes within the cell after the disappearance of the nuclear membrane, when they move more or less freely in the colloidal cytoplasm. These movements are of primary importance from the genetical point of view, because it is on them that genetical segregation and recombination depend. The subject of the present study is an inductive analysis of the chromosome movement with the view of throwing light upon those dynamical factors which operate in the mechanism of division, either mitotic or meiotic.

I. *The Spindle Mechanism in Cell Division*

The disappearance of the nuclear membrane which allows the chromosomes to lie in the cytoplasm is normally accompanied by the development of the spindle mechanism from opposite poles. A close relationship exists between chromosome movements and the spindle. The spindle persists from the time when chromosomes cease to be confined within the nucleus until the formation of 'tassement polaire' and has its proper functions in the mechanism of cell division. The classical observations of BELAR (1929*a, b*) and MARTENS (1928, 1929) on living cells cleared up a great deal of misunderstanding and brought forward much evidence concerning the nature of the spindle mechanism during cell division, whether mitotic or meiotic. Although the achromatic figure as observed in the cell may be an artefact, or result of fixation, this artefact must be a morphological expression of internal differentiation in the colloidal cytoplasm. It is not improbable that, under the influence of special forces certain plasma colloids aggregate at the attachment constriction, and the path of the migration of these colloidal particles from the chromosomes towards the poles would be rendered visible under fixation (ALEXANDER and BRIDGES 1928). In *Scilla sibirica*, by the use of special methods of fixation the fibrous appearance of the spindle becomes very pronounced and the spindle attachment can be seen (Plate V. a).

All chromosomes have a locus in the attachment constriction where is the association of spindle and chromosomes and at which the pellicle of the chromosomes is weakened, as can be demonstrated by micro-dissection (CHAMBERS, unpublished). BELLING (1933) claims that he actually saw the 'traction fibre' in *Lilium*. The connection between chromosomes and spindle at this locus led BELAR (1929*a*) to formulate his 'Zugfasern' hypothesis. Quite recently BELAR and HUTH (1933) adduced more evidence in support of this hypothesis.

During mitotic prophase and meiotic pro-metaphase the chromosomes move towards the equatorial plate. The attachment constriction of chromosomes composed of two sister chromatids is undivided and single; this point of attachment is turned towards the centre of the cell. If the locus of attachment constriction is median or submedian, and if the limbs of chromosomes are long, then during mi-

totic metaphase these limbs usually lag behind the segment where the primary constriction is located. This arrangement can be seen very well in side view during metaphase in *Vicia*, *Hyacinthus*, *Allium*, *Crepis* and several other species (Fig. 1.).

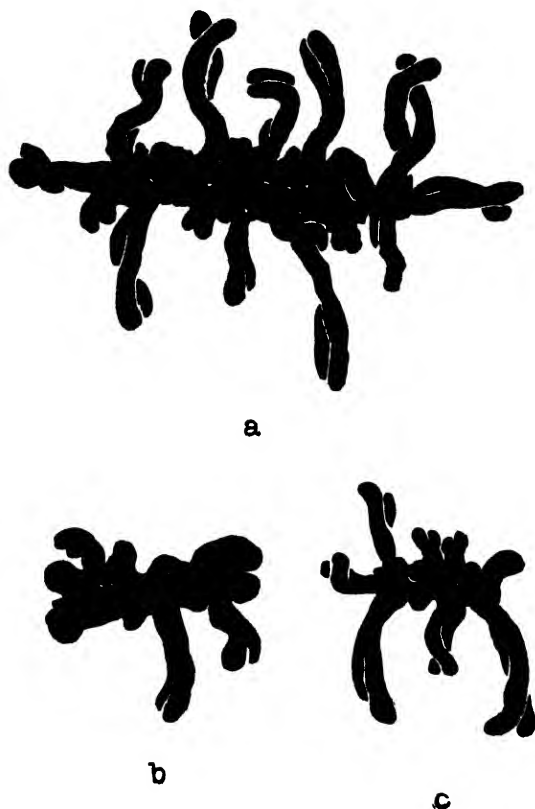


FIG. 1. Metaphase of mitosis in *Hyacinthus* (a), *Crepis aurea* (b) and *C. rubra* (c). The long limbs of chromosomes are lying off the metaphase plate.
× 3500.

If the number of chromosomes is small, the attachment constrictions of the whole complement usually lie in one level at the equator (Fig. 2 and Plate V. b).

The characteristic arrangement of the chromosomes at meiotic and mitotic metaphase indicates that it is not the chromosomes but

their attachment constrictions which show a tendency to come into equilibrium under the influence of dynamic factors operating upon them uniformly from both poles. The reaction of chromosomes, or rather that of the attachment constrictions, indicates that the dynamic factor is a force of repulsion. The equatorial plate offers a position where temporary equilibrium may be attained, and most commonly the attachment constriction with the neighbouring sections of the chromosomes are included within this plate during



a



b

FIG. 2. Second metaphase of meiosis in *Crepis rubra*. The two haploid sets are derived from the same cell. The chromosomes lie at the equatorial plate. $\times 3500$.

metaphase, whilst the distal segments of the chromosomes are turned either upwards or downwards, in accordance with the previous position. This arrangement strongly supports the view that

the force of repulsion operates only between the poles and the attachment constriction

and not between the poles and the whole chromosome.

The presence of fully developed spindle at prometaphase suggests that the chromosomes even before metaphase depend in their movements on the spindle mechanism and are directed towards the equatorial plate to arrive at an equilibrium. HEILBRUNN (1928) proved by his centrifuge method that the changes in the nuclear material, especially the disappearance of the nuclear membrane, are accompanied by a great increase in viscosity within the cytoplasm, and that the formation of the spindle is a result of the gelation or coagulation of the interior of the cytoplasm. If this process is arrested or disturbed by applying anaesthetics (e.g. ether) (cf. NEMEC 1926), the spindle is not formed and the chromosomes are scattered in the cytoplasm without forming a definite metaphase plate.

In the dividing tumour cell of the mouse several instances were found by the author where the whole mechanism of division was greatly altered. The chromosomes were scattered at metaphase, the anaphase separation was disturbed, and aneuploid or polyploid cells

were observed (CREW and KOLLER 1933; WINGE 1930). In several cells the chromosomes were arranged more or less in the centre but lying very close to each other, similarly to somatic pairing. They were double in appearance and were assumed to be daughter chromosomes not yet segregated towards the poles. (A similar case was described by LUDFORD 1930). The spindle of the dividing tumour cell was absent or very irregular. The absence and other irregularities of the spindle are primarily responsible for the aneuploid and polyploid chromosome number in the tumour cell; the chromosomes without the spindle mechanism are unable to migrate towards the poles.

In the tumour cell the normal cytoplasmic environment is profoundly altered and the irregularities in chromosome movements are reflections of this unusual cytoplasmic environment. The behaviour of chromosomes in tumour cell proves that certain biochemical changes occur during division; that a special cytoplasmic environment is a prerequisite for the formation of the spindle; and that chromosome movements are determined and influenced by the spindle. In the hybrid males of *Drosophila pseudo-obscura* it was also found that an irregular spindle is formed at mitosis and meiosis (KOLLER 1934*a*) and the movements of chromosomes are greatly disturbed, for although they move towards the metaphase plate, their movements result merely in a disorderly arrangement. This suggests that the spindle fibre plays the part of a directing line along which the attachment constriction proceeds towards equilibrium. The force of repulsion acting between poles and attachment constriction repels the chromosomes towards the equatorial plate, where equilibrium is reached. The final arrangement of chromosomes at the equatorial plate, however, is an outcome of this and another repulsion, namely that operating between the attachment constrictions themselves.

Before analysing the dynamical factors of metaphase patterns, it is necessary to discuss the effect and interaction of a force which is constantly present in the chromosomes during mitosis and meiosis. This force is the attraction, operating between homologous chromosomes (at meiosis) or sister chromatids (at mitosis), and is the result of complete internal homology.

II. Somatic Pairing

There are many instances where the metaphase pattern is very characteristic, the homologous chromosomes being sorted out in the complement and lying near each other but without coming into contact. Such cases can be found during mitotic metaphase in *Diptera* (METZ 1916), *Hemiptera* (WILSON 1932) and *Marsupial* (KOLLER 1934b).

In *Drosophila pseudo-obscura* five pairs of chromosomes are present (Fig. 3 and Plate VI. a). The small dot chromosomes are usually

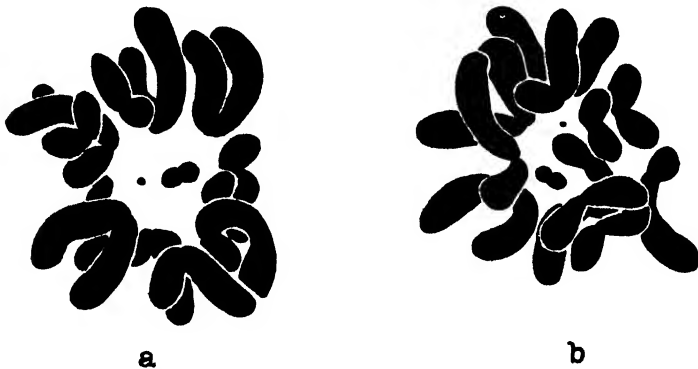


FIG. 3. Metaphase of mitosis in *Dasyurus maculatus* (a) and in *Sarcophilus ursinus* (b). The homologous chromosomes are lying parallel side by side. $\times 3500$.

arranged in the centre of the metaphase plate, while the v-shaped X, the rod-shaped Y chromosomes and the autosomes are located at the periphery. The chromosomes of the same length and structure are lying side by side: these are the homologous chromosomes.

This very characteristic arrangement of chromosomes can not be an accidental one: its constancy suggests that it is the result of the action of permanent dynamic factors. Such arrangement is termed 'somatic pairing' and its cause is ascribed to the homology in the internal structure of chromosome pairs in a diploid. In somatic pairing the homologues lie parallel, the proximal ends, where the attachments are located, pointing towards the centre of the metaphase plate. The force of attraction which is an outcome of homology, as was already

mentioned, acts upon the whole body of the chromosomes and is responsible for the sorting out of the corresponding pairs during late prophase. Somatic pairing, however, requires very definite conditions. First of all, the number of chromosomes must be small; where the number is large it would be impossible for all the chromosomes to be arranged in this manner, for they would interfere with one another. It is also necessary that the chromosomes should be small in size, or the volume of the nucleus should be sufficiently large to allow the somatic pairing, as it is the case in *Marsupial* (Fig. 4).

The insertion of non-homologous segments into chromosomes is responsible not only for the arrest of pairing during meiotic prophase but for the disarrangement of somatic pairing. This is best illustrated in metaphase plates of *Drosophila pseudo-obscura* carrying translocation in the complement (Fig. 4. 13—15). It is a further proof that the attraction is a force which operates between homologous constituents.

A similar phenomenon found in meiosis during metaphase is described as 'secondary pairing' (LAWRENCE 1931). Like somatic pairing, it is caused by the specific affinity of homologous chromosomes. The conditions required to detect secondary association are similar to those mentioned above in the case of somatic pairing, i.e. small number and small size of chromosomes.

It should be mentioned that during somatic pairing each chromosome is composed of two sister chromatids. At meiosis strong repulsion exists between the pairs of paired chromatids in the post-diplotene stages. On the same principle, during mitotic metaphase the two homologues which lie side by side ought to repel each other because they are double, each of them being composed of two chromatids. It is necessary to assume therefore that somatic pairing is a special case of metaphase pattern, where the genotype controls the degree of attraction. It is suggested by the author (1934a) and by DARLINGTON (1934) that the meiotic or primary pairing differs from somatic pairing only in degree. In the hybrid males between races A and B of *Drosophila pseudo-obscura* the disturbed somatic pairing at mitosis is paralleled by more or less complete absence of chromosome pairing at meiosis (Fig. 4, 7—12). It was found by the author (1934a) and by DOBZHANSKY (1934) that complementary genetic factors are responsible for the arrest of primary

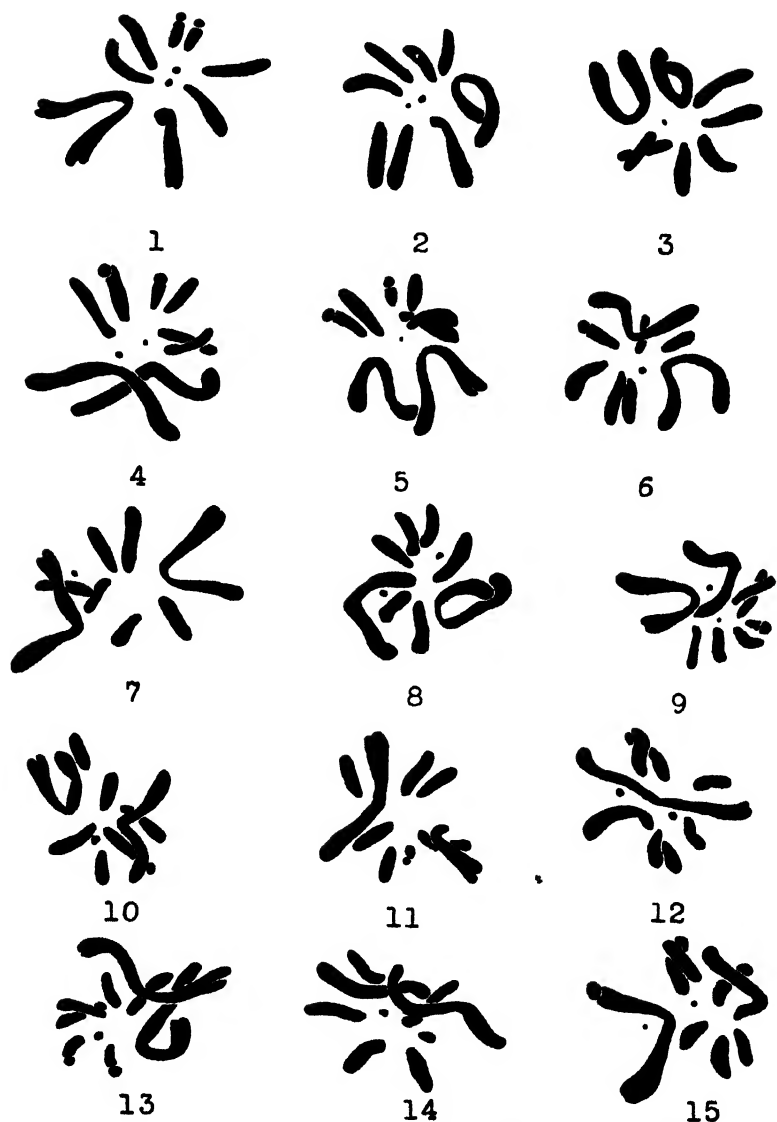


FIG. 4. Metaphase of mitosis in *Drosophila pseudo-obscura*.

1. and 2. male, 3. female *D. pseudo-obscura* race A;
 4. 5. male, 6. female *D. pseudo-obscura* race B;
 7. and 8. male, 9. female hybrid of race A♀ × B♂;
 10. female, 11 and 12. male hybrid of races B♀ × A♂;
 13. 14. and 15. metaphase of race A carrying a translocation. × 3500

pairing, hence it is obvious that somatic pairing is similarly controlled by the genotype.

In most of the cases, however, the force of attraction between homologous chromosomes is overcome by the general repulsion operating between pair of pairs and by the special repulsion operating between attachment constrictions, and no trace of somatic pairing can be found during mitotic metaphase.

III. *The Behaviour of the Attachment Constriction before Anaphase*

The general forces which are primarily responsible for the metaphase arrangement of chromosomes either in mitosis or in meiosis in most plant and animal species are (a) repulsion between poles and attachments, and (b) repulsion between the attachment of homologous and non-homologous chromosomes. The existence of this second force of repulsion can be clearly seen in diakinesis (Plate VI. *b*). The bivalents are arranged at the periphery of the nucleus as a result of mutual repulsion. In multivalent association, where more than two chromosomes are involved, the chromosomes are arranged in a circle within the nucleus (Plate VII. *a*). After the disappearance of the nuclear membrane the chromosomes or bivalents are exposed to another force of repulsion, operating between poles and attachment. Under the influence of the repulsions operating between similar and dissimilar attachments and between attachment and poles, the chromosomes will arrange themselves in a zig-zag ring. The adjacent attachments, being nearer, repel each other to a greater extent and simultaneously yield to the other force from the pole. The zig-zag arrangement of chromosomes is the most effective one and the segregation of chromosomes in this case is always disjunctional.

The behaviour of attachment constriction in irradiated *Vicia faba* was studied in relation to the poles at mitotic metaphase. In some cell, as a result of irradiation, chromosomes were found without attachment constriction, usually lying outside the metaphase plate (Plate VII. *b*). If the repulsion between chromosomes and poles acted upon the whole body, then the chromosome without attachment constriction should move towards the equatorial plate as a result of the forces operating. But, as has been shown, chromosomes which have lost their attachment constriction are unable to respond not only

to the repulsion between poles and chromosomes, but even to the force of repulsion between chromosomes themselves. Hence we must assume that the effective repulsion operates upon the attachment only.

The arrangement of chromosomes at metaphase indicates that possibly some kind of repulsion may exist between the whole bulk of the chromosomes as well. This repulsion is a much weaker force compared with that existing between the attachments themselves and between poles and attachments, and is unable by itself to direct the movements of the chromosomes. If the chromosomes are long, the limbs of homologous chromosomes at mitosis ought to be arranged parallel as a result of the force of repulsion upon the bulk, but this arrangement is nearly always obscured by the resistance of the cytoplasm. It is obvious that the high viscosity of the protoplasm is bound to cause differences in the speed of chromosome movement in accordance with their size, even if the other forces are uniform for all chromosomes.

IV. Segregation of Chromosomes at Anaphase

At the end of metaphase the temporary equilibrium which was reached by the chromosomes at mitosis and by the bivalents at meiosis will be disturbed and the position of the chromosomes will be changed. This may be produced by (a) the division of the attachment constrictions (in mitosis); or (b) a definite increase of repulsion between attachment constrictions of the same bivalents (in meiosis); or (c) a decrease in repulsion between poles and chromosomes.

At mitotic anaphase the daughter chromosomes, as a result of one of the causes enumerated above, are repelled to a very definite distance, where a second period of equilibrium is attained between poles and attachments. (In *Vicia faba* the distance between the two corresponding attachments during this stage is about half the distance between the equatorial plate and the poles, while in *Allium nutans* and *Crocus biflorus* the distance is much smaller). During meiotic anaphase a similar process takes place, but usually the first separation of bivalents can not be detected. The long distal part of the bivalents may remain in terminal association, only the segments

near the attachment constriction participating in the first separation. The repulsion of daughter chromosomes or bivalents to a definite distance from the equatorial plate to attain a second period of equilibrium can be seen very well if the chromosomes are small. The second temporary arrest of chromosome movement (during anaphase) is of much shorter duration than the first, at metaphase. Whilst the movement of chromosomes between the two equilibrium is a sudden process, the further migration of daughter chromosomes from the second period of temporary equilibrium takes place gradually. Near to the pole the chromosomes form the 'tassement polaire' and fuse together to build up the new daughter nucleus.

During this process the half-spindle (between chromosomes and poles) decreases in size; at telophase it will be represented only as a small polar cap, and very soon disappear entirely. The inter-chromosomal spindle (i.e. that between the two separating daughter complements) increases and extends; the length of the chromosomes may decrease further (at mitosis) and the spiral structure of the chromonemata may be seen in favourable material (*Allium*).

The analysis of the process in the anaphase separation after the second period of equilibrium leads us to assume the operation and interaction of the following forces: (a) decrease of repulsion between attachment and pole; (b) expansion of the inter-chromosomal spindle; (c) contraction within the separating chromosomes. It is certain that in anaphase separation of the second stage the expansion of the interchromosomal spindle is the most visible result of the operation of dynamic forces. During the first separation and at the time of the second period of equilibrium the inter-chromosomal spindle has a concave appearance but later, when the equilibrium is again upset, it becomes elongated and more or less convex.

BELAR (1929b) studied the behaviour of the interchromosomal spindle (Stemmkörper) in living cells and was able to prove its autonomous expansion and its resistance in different osmotic environments. Further evidence was found by the present author in the meiotic division of the rat and *Drosophila pseudo-obscura* hybrids. The rat was treated by X-rays, as a result of which it showed fragmentation of chromosomes. At meiosis the fragment or fragments lie outside the equatorial plate, having no attachment constrictions and hence being unable to orientate themselves in the metaphase plate.

When the second period of equilibrium is disturbed and the chromosomes move towards the poles, the fragments drift into the equatorial plate and may move even further towards one or other pole. In the hybrid males of *Drosophila pseudo-obscura* races it was found (KOLLER 1934a) that the movement of univalents at the beginning of anaphase is passive, being the result of the expansion of the inter-chromosomal spindle (Fig. 5), but after they have become attached to the spindle mechanism their movement is active. In *Stenobothrus*

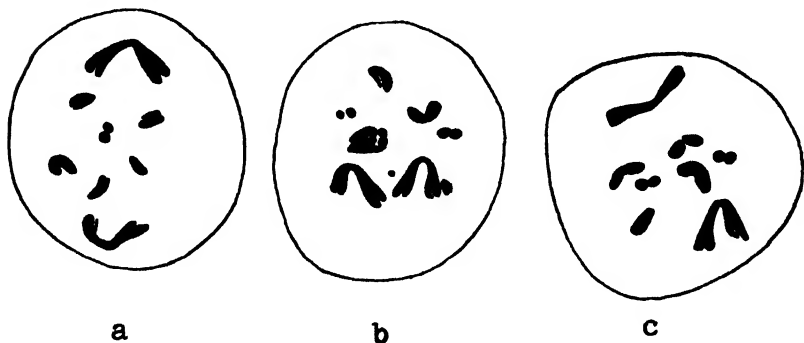


FIG. 5. First spermatocyte of hybrid between races A and B The chromosomes are present as univalents, and form disarranged metaphase plate. $\times 3500$.

parallelus at meiosis there are one or two chromatoid bodies present and they are moved by the expansion of the inter-chromosomal spindle (Plate IV. a).

V. The Behaviour of the Attachment Constrictions at Anaphase

Although the expansion of the inter-chromosomal spindle is the most important dynamic factor in chromosome segregation at later anaphase, the movement of chromosomes towards the poles is not the result of this expansion alone. The attachment constriction also plays a part during the migration towards the poles. The primary constriction acts either as a guide for the chromosomes, directing them towards the pole along the spindle fibre; or else exhibits a special attraction which operates at the end of anaphase between pole and attachment.

Chromosomes which have lost their attachment constriction are in

many instances included in the metaphase plate, but they will remain there at anaphase too, lagging behind the other segregating chromosomes. Later, the expansion of the inter-chromosomal spindle will move them further towards the pole, but in most of the cases they will be unable to reach the pole (Plate VII. *c*).

In *Vicia faba* treated with X-rays, chromosomes with two attachment constrictions were found as a result of fragmentation and translocation induced by the irradiation. Such chromosomes provide further evidence of the role of spindle attachment during anaphase. Two types of altered chromosomes were observed: (a) the two attachments were median and near to one another, a case which is fully described by MATHER and STONE (1933); or (b) the attachments were located at the opposite ends subterminally.

In (a) the chances are equal that both attachments of the same chromatid will be directed towards one pole, or that one of them will be repelled to the opposite pole (Plate VIII. *b*). In the second instance the resulting configuration shows that there is repulsion which operates only between corresponding homologous attachments. In such cases a break will occur which will eliminate chromosomes with two attachments. In (b) owing to a metaphase overlap of sister chromatids, which is very common in the long chromosomes of *Vicia faba*, an internal interlocking will be produced because both attachments of the same chromatid will be repelled towards the same pole (Plate IX. *a*).

The chromosomes with double attachment constrictions demonstrate that there is repulsion during late anaphase which operates between the corresponding attachments, but no repulsion between other attachments. If the repulsion between dissimilar attachment constrictions of the complement segregating towards the same pole would remain in force during anaphase, the arrangement of chromosomes into a 'tassement polaire' would remain unexplained.

The behaviour of univalents, as has already been mentioned, provides another piece of evidence to show that the attachment constriction acts as a 'kinetic body' of the chromosomes. In most cases univalents are the result of non-homology, for the chromosomes have no partners and therefore do not pair, although, having an attachment constriction, they are usually scattered in the cytoplasm and lie outside the equatorial plate. This metaphase arrangement

must be due to the fact that they are single in their structure and that the forces which operate upon the bivalents uniformly will have a different effect on these unpaired chromosomes. The univalents usually move into the equatorial plate just after the separation (probably a passive movement), arrange themselves axially, and divide. This was observed in *Triticum* \times *Aegilops* hybrids by KIHARA (1931) and also described by CATCHESIDE in *Oenothera* (1932).

The daughter univalents produced by equational division will lag behind the other chromosomes during the second meiotic metaphase and anaphase. This is due to their delayed division in the first anaphase. It is probable that at the time of their split the inter-chromosomal spindle has already expanded, and the repulsion between the attachment constrictions is unable alone to force the daughter univalents into the second metaphase plate. This shows clearly that after the second period of equilibrium at anaphase the attachment constriction acts only as a guide, and in addition to the repulsion between the homologous attachment constriction or the attraction between pole and attachment, another and important factor is the autonomous expansion of the inter-chromosomal spindle, as was already pointed out above.

In the author's opinion, both the spindle mechanism and the attachment constriction are equally necessary for complete separation and segregation of the chromosomes at anaphase. The facts presented strongly suggest that chromosome movements can not be merely passive, as believed by WASSERMANN (1926) and SCHAEDE (1925, 1927), who assume that chromosome movements at anaphase are due either to currents produced by changes in viscosity or by vortical currents of the spindle alone. Similarly, the hypothesis of BLEIER (1931, 1933) and KÖRPERICH (1930), according to which the spindle is only necessary for the poleward orientation of the chromosome, can not be upheld in view of the observations presented above. It is reasonable to assume from the chromosome behaviour that the spindle mechanism and the chromosomes are very closely associated and form an integral organic unit during division, both being equally necessary in the determination of chromosome movements.

VI. *The Nature of the Forces Determining Chromosome Movements*

The analysis of the forces which determine chromosome movements in the cell leads to various interpretations concerning the nature of these dynamic factors. It is highly probable that the repulsion and attraction which act upon chromosomes are electromagnetic forces. This view is supported by a great deal of evidence. LILLIE (1905), more recently CANNON (1923) and KUWADA (1929) carried out experiments using magnetic needles in floating corks, and compared their distribution in an electromagnetic field with that of chromosomes in the metaphase plate. These experiments suggest that the chromosomes have an electrical charge which is localised at the region where the attachment constriction is situated. The 'polar granules' of chromosomes are probably equal to the magnetised needles in the floating corks. In some cases there is no marked difference in the magnitudes of the charge between chromosomes of different size, in this case the large chromosomes will arrange themselves on the periphery (Plate IX. *b*). In other cases, however, the large chromosomes will be situated in the centre, the magnitude of the charge being proportional to the size: smaller chromosomes have smaller charges and *vice versa*. (Plate X. *a* and *b*). The large chromosomes in this case will be able to move through the cytoplasm with a velocity which is about equal to that of the small, and so will be able to overcome the difficulties due to the viscous nature of the cytoplasm.

On this hypothesis, the behaviour of the univalents is determined by the differences between charges carried by bivalents and univalents respectively. The univalents are able to acquire the same charge as the bivalents only at a later stage.

The chromosomes are repelled from the poles at prophase, which suggests that they are similarly charged. WILSON's (1925) cataphoresis experiments show that poles, nucleus and prophase chromosomes while they are enclosed within the nuclear membrane, are all negatively charged. The physical and chemical conditions within the nucleus being very different, compared with those in the cytoplasm, it is not improbable that the sign of electro-magnetic charge will be changed in the cytoplasm. Ions may be taken up on an oppositely charged surface to such an extent that the charge of that surface may be actually reversed in sign. KUWADA and SUGIMOTO (1928) were

able to demonstrate by using neutral violet extra, that the chromosomes stained differently at diakinesis and at metaphase, in accordance with their charge.

If we assume that the chromosomes are negatively charged in the nucleus (WILSON 1933), they must repel each other, being of the same charge. The arrangement at diakinesis is most probably the result of such a condition. After the disappearance of the nuclear membrane the poles or centrosomes with the same charge will repel the chromosomes, forcing them towards the equatorial plate, which has a positive charge and so will attract the chromosomes. The direct migration of chromosomes towards the equatorial plate shows that there is either a repulsion between pole and attachment constriction, or an attraction, due to the opposite charge of the chromosomes and the equatorial plate.

At the metaphase plate the repulsion between poles and attachments and that between attachments themselves act on similarly charged elements, and the result will be an arrangement which is most effectively in equilibrium, namely a circle. The arrangement of the chromosomes on a metaphase plate is similar to that of floating magnets and is produced by the same or similar forces as that of the magnetised needles in an electro-magnetic field.

At metaphase the chromosomes change their charges, probably because they lie freely in the cytoplasm and not in the nucleus. The change in sign of electrical charge will cause an attraction of the chromosomes towards the poles. At telophase the chromosomes come into very close association at the 'tassement polaire'; this is possible only if they are discharged towards the end of anaphase. They will become re-charged only at the beginning of the next division, probably soon after the development of the new nuclear membrane.

From the above-given description it is obvious that the forces which operate upon chromosomes and determine their movements in the cell are to a great extent comparable with the electromagnetic forces, since the effects which are produced by those forces are very similar. Recent studies on the prophase of meiosis have greatly increased the exactness with which the movements of chromosomes can be described. Observations on the movements of chiasmata have led DARLINGTON (1932) to formulate the hypothesis that repulsions between chromosomes depend on surface charges which are es-

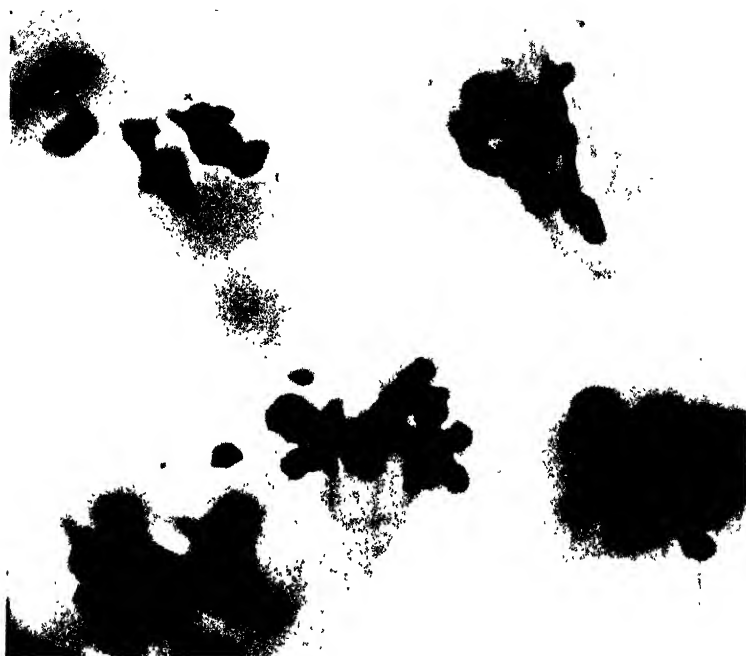
pecially concentrated at the spindle attachment. The repulsions between these surface charges, unlike the attractions between chromosomes, are non-specific. This view is consistent with the observed behaviour of chromosomes during metaphase and anaphase of meiosis and mitosis. The explanation outlined above is based upon such similarity and accepted by several cytologists.

However, it must be remembered that the chromosomes and cytoplasm are highly organised constituents of the cell; their activities include autonomous processes unknown in their origin and detectable by their effects only. The internal constitution of the chromosomes as expressed by somatic and secondary pairing must be taken into consideration when analysing their movements (DARLINGTON 1932). Therefore the electro-magnetic interpretation of chromosome behaviour must be accepted only as a very useful working hypothesis, which emphasises the similarity between these forces. The great value of this hypothesis lies in the uniform classification of the dynamic factors involved in the movements of chromosomes.

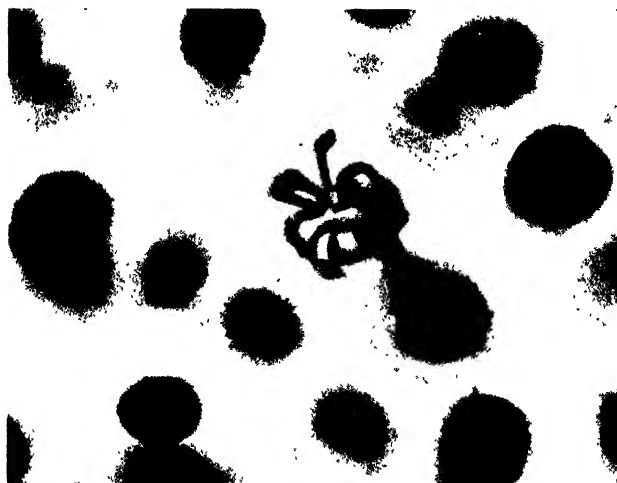
CONCLUSIONS

The analysis of chromosome movements as coordinate changes in the cell during either mitotic or meiotic division, leads us to assume the operation of forces between poles and attachments and between attachment constrictions themselves. Those forces are repulsions and are primarily responsible for the first period of equilibrium, resulting in the characteristic metaphase pattern of mitotic and meiotic divisions. The first anaphase separation is produced by the increase in repulsion operating between the corresponding or adjacent attachment constrictions (if the chromosomes are arranged in a ring). This repulsion will lead to a temporary second period of equilibrium, after which the segregation will be completed through the autonomous expansion of interchromosomal spindle. The attachment constriction at this stage is necessary only for orientation, similarly to the part it played in directing the chromosomes towards the equatorial plate before metaphase. The spindle fibre acts as a directing line, along which the chromosome is guided by its attachment constriction either towards the equator or towards the pole.

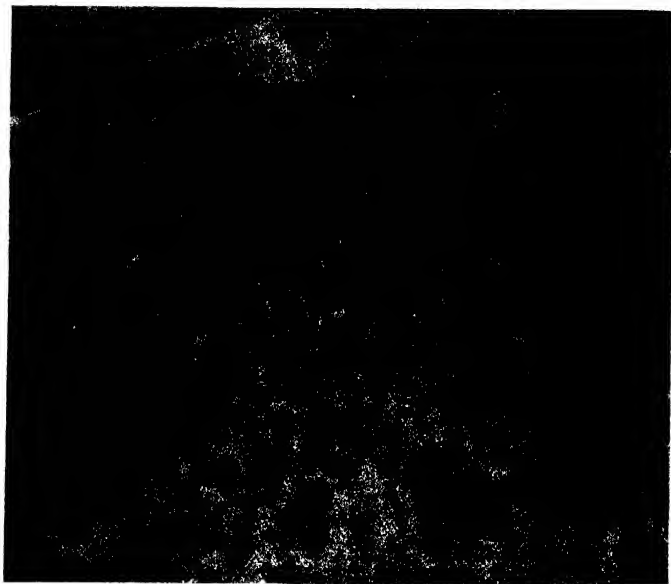
The author is deeply indebted to Prof. F. A. E. CREW, Director of the Institute of Animal Genetics, Edinburgh, for the opportunity to carry out this work, and to Dr. C. D. DARLINGTON for his helpful criticism and advice.



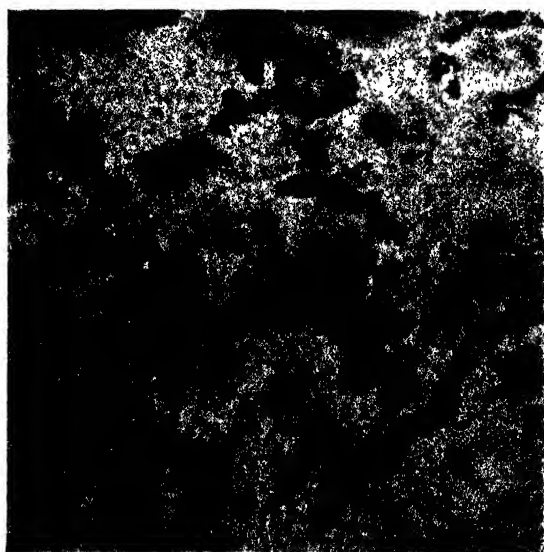
(a) Meiotic metaphase of *Scilla sibirica*. The spindle mechanism and the 'traction fibre' (marked with x) can be seen \times circa 3500.



(b) Mitotic metaphase plate in *Vicia faba*. The attachment constrictions of chromosomes are turned toward the centre of the plate. \times circa 2000.



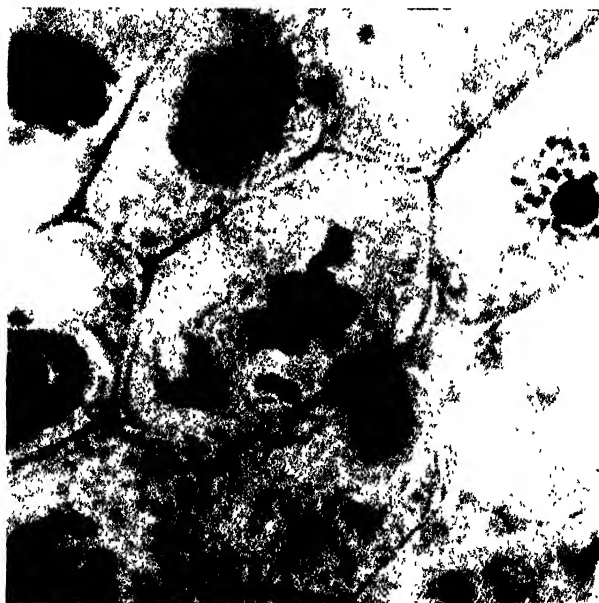
(a) Mitotic metaphase in *Drosophila pseudo-obscura* showing somatic pairing \times circa 3500.



(b) Diakinesis in the first spermatocyte of the Rat. The bivalents are arranged at the periphery of the nucleus. \times circa 3500.



(a) and (b) Diakinesis in *Rhoeo discolor*, the chromosomes form a complete ring \times circa 2500.



(c) Mitotic metaphase in *Vicia faba*. Owing to irradiation by X-rays, one chromosome lost the segment carrying the attachment constriction, and is lying off the metaphase plate. \times circa 2000.



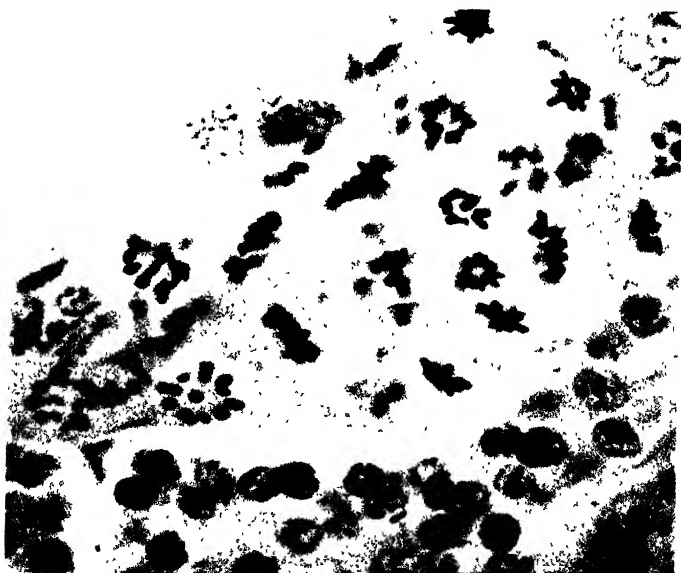
(a) First meiotic anaphase in *Stenobothrus parallelus*, showing the interchromosomal spindle with the chromatoid body. \times circa 1500.



(b) Mitotic anaphase in *Vicia faba*, showing the separation of chromosomes with two attachment constrictions as a result of irradiation. \times circa 2500.



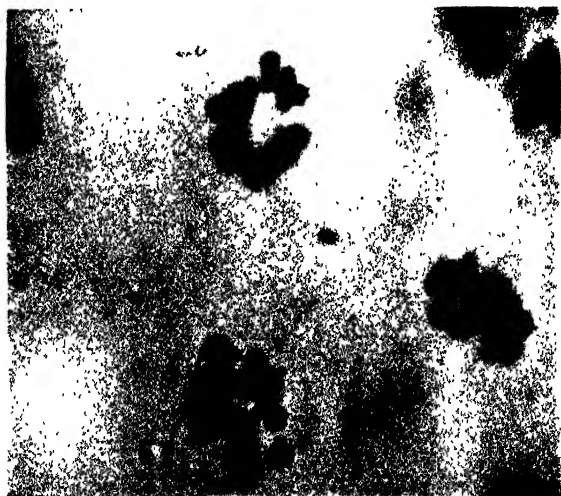
(a) Mitotic anaphase in *Vicia faba*, showing the separation of chromosomes with two attachment constrictions as a result of irradiation. The chromatids overlapped at metaphase. \times circa 3000.



(b) Meiotic metaphase in *Schistocerca gregaria*, showing the symmetrical arrangement of bivalents at the equator. \times circa 1200.



(a) Mitotic metaphase of *Locusta migratoria*, showing the small chromosomes at the centre. (By kind permission of Mr. L. La Cour).
 \times circa 2500.



(b) Meiotic metaphase plate of the Rat, the bivalents are arranged in a circle. \times circa 3500.

REFERENCES

- ALEXANDER, J. and BRIDGES, C. B. 1928. Some Physico-chemical Aspects of Life, Mutation and Evolution. Colloid Chemistry, 2. 9—58.
- BELAR, K. 1929.(a) Beiträge zur Kausalanalyse der Mitose II. Untersuchungen an den Spermatocyten von *Chorhiippus (Stenobothrus) lineatus* PANZ. Arch. f. Entw., 118. 359—484.
- 1929.(b) Beiträge zur Kausalanalyse der Mitose. III. Untersuchungen an den Staubfäden, Haarzellen und Blattmeristemzellen von *Tradescantia virginiana*. Z. Zellforsch. mikr. Anat., 10. 73—134.
- BELAR, K. and HUTH, W. 1933. Zur Teilungsautonomie der Chromosomen. Z. Zellforsch. mikr. Anat., 17. 51—66.
- BELLING, J. 1931. Chromomeres of Liliaceous Plants. Univ. Calif. Pub. Bot. 16. 153—170.
- 1933. Crossing-over and Gene Rearrangement in Flowering Plants. Genetics, 18. 388—413.
- BLEIER, H. 1931. Zur Kausalanalyse der Kernteilung. Genetica, 13. 27—76.
- 1932. Untersuchungen über das Verhalten der verschiedenen Kernkomponenten bei der Reduktionsteilung von Bastarden. Cellule, 40. 85—144.
- CANNON, H. G. 1923. On the Nature of the Centrosomal Force. J. Genetics., 13. 47—72.
- CATCHESIDE, D. G. 1932. The Chromosomes of a New Haploid *Oenothera*. Cytologia, 4. 68—113.
- CREW, F. A. E. and KOLLER, P. CH. 1932. The Sex Incidence of Chiasma Frequency and Genetical Crossing-Over in the Mouse. J. Genetics, 26. 359—383.
- DARLINGTON, C. D. 1932. Recent Advances in Cytology. Churchill, London.
- 1934. Anomalous Chromosome Pairing in the Male *Drosophila pseudo-obscura*. Genetics, 19. 95—118.
- DOBZHANSKY, TH. 1934. Studies on Hybrid Sterility I. Spermatogenesis in Pure and Hybrid *Drosophila pseudo-obscura*. Z. Zellforsch. mikr. Anat. (in press).
- HEILBRUNN, L. V. 1928. The Colloid Chemistry of Protoplasm. Berlin.
- KIHARA, H. 1931. Genomanalyse bei *Triticum* und *Aegilops*. II. *Aegilotriticum* und *Aegilops cylindrica*. Cytologia, 2. 106—156.
- KOLLER, P. CH. 1934(a) Spermatogenesis in *Drosophila pseudo-obscura* FROLOWA. II. The Cytological Basis of Sterility in Hybrid Males of Race A and B. Proc. R. Soc. E. 54. 67—87.
- 1934(b). The Origin and Behaviour of Chiasmata XII. *Dasyurus* and *Sarcophilus*. Cytologia 4. (in press).
- KUWADA, Y. 1929. Chromosome Arrangement. I. Model Experiments with Floating Magnets and some Theoretical Considerations on the Problems. Mem. Coll. Sci. Kyoto, 4. 199—264.

- KUWADA, Y. and SUGIMOTO, T. 1928. On the Staining Reactions of Chromosomes. *Protoplasma*, 3. 531—535.
- LAWRENCE, W. J. C. 1931. The Secondary Association of Chromosomes. *Cytologia*, 2. 352—384.
- LILLIE, R. S. 1905. On the Conditions Determining the Disposition of the Chromatic Filaments and Chromosomes in Mitosis. *Biol. Bull.*, 8. 3—44.
- LUDFORD, R. J. 1930. Chromosome Formation without Spindle Development in Cancer Cells and its Significance. IX. *Sci. Rep. Cancer Res.*, 110—120.
- MARTENS, P. 1928. Recherches expérimentales sur la cinèse dans la cellule vivante. I. *Cellule*, 38. 5—64.
- 1929. Recherches expérimentales sur la cinèse dans la cellule vivante. III. *Cellule*, 39. 167—185.
- MATHER, K. and STONE, L. H. A. 1933. The Effect of X-radiation upon Somatic Chromosomes. *J. Genetics*, 28. 1—24.
- METZ, C. W. 1916. The Paired Association of the Chromosomes in the *Diptera* and its Significance. *J. Exp. Zool.* 21. 213—279.
- NEMEC, B. 1926. Multipolare Teilungsfiguren und vegetative Chromosomenreduktion. *Biol. Gen.* 2. 396—397.
- SCHAEDE, R. 1925. Untersuchungen über Zelle, Kern, und ihre Teilung am lebenden Objekt. *Beitr. Biol. Pfl.* 14. 231—260.
- 1927. Vergleichende Untersuchungen über Cytoplasm, Kern, und Kernteilung im lebenden und im fixierten Zustand. *Protoplasma*, 3. 145—190.
- WASSERMANN, F. 1926. Zur Analyse der mitotischen Kern- und Zellteilung. *Z. Anat. Entw.* 80. 344—372.
- WILSON, E. B. 1925. *The Cell in Development and Heredity*. New York, Macmillan.
- 1933. Metaphase Patterns. *J. Morph.* 51. 357—389.
- WINGE, O. 1930. Teerkarzinom bei Mäusen. *Z. Zellforsch. mikr. Anat.* 10. 683—735.

LINKAGE STUDIES IN PHARBITIS NIL. IV

by

YOSHITAKA IMAI and BENSO KANNA

(Received for publication August 15th 1934)

With 2 textfigures

In the last publication of this series of investigation, IMAI (1933) described 70 loci that were situated in 12 chromosomes of *Pharbitis Nil*, the haploid chromosome number of which however is 15. Recently the writers determined the loci of 3 genes, white-2b, dwarf, and Globose in certain chromosomes and gene side-reduced was found to be independent of duskish. HAGIWARA (1930) reported linkage of side-reduced and duskish; but, according to the writers' observations, the segregation is quite independent, so that side-reduced is excluded from the linkage group. White-2b constitutes a set of triple allelomorphs with normal and flecked of the contracted linkage group. In her recent crossing experiments, YASUI (1934) found that pollen-sterile (*ps*), a new gene resulting in sterility of the microspores, is closely linked with dusky. Therefore the number of loci apportioned in 12 chromosomes is 72 at present, the list of the loci being as follows:

1. Variegated L.G. ¹⁾ (8 loci) variegated (*v*), crumpled-1 (*cI*), Blown-1 (*BI*), fasciated-3 (*f3*), brown (*br*), faded (*fd*), couple (*cu*), male-sterile-1 (*msI*).
2. Cordate L. G. (9 loci) cordate (*co*), feathered (*fe*), Globose (*Gb*), semi-contracted (*sc*), precocious (*pc*), palmate (*pl*), crêpe (*cp*), Restricted (*Rt*), bobbed-1 (*bbI*).
3. Yellow L. G. (8 loci) deformed (*dc*), yellow (*y*), dusky (*dy*),

¹⁾ „L. G.” is an abbreviation of „linkage group”.

- pollen-sterile (*ps*), light-1 (*ltI*), speckled-reduced (*sp-r*), maple (*m*), bushy (*bs*).
4. Acuminate L. G. (4 loci) . . . acuminate (*ac*), Margined-2 (*Mr2*), magenta (*mg*), Blizzard-1 (*BzI*).
 5. Contracted L. G. (11 loci) . . . Rayed (*Ry*), cream (*cr*), shrubby (*sh*), interaxil-green (*ig*), contracted (*ct*), Margined-1 (*MrI*), white-2b (*w2b*), tube-white-1 (*twI*), intense-1 (*iI*), Margined-reduced (*Mr-r*), lilliputian (*lp*).
 6. Speckled L. G. (5 loci) . . . speckled (*sp*), white-1 (*wI*), Margined-fluctuated (*Mr-f*), Striated (*Sa*), tube-white-2 (*tw2*).
 7. Delicate L. C. (3 loci) . . . delicate (*dl*), crumpled-2 (*c2*), dwarf (*dw*).
 8. Pear L. G. (9 loci) . . . pear (*p*), fasciated-1 (*fI*), fasciated-2 (*f2*), Blown-2 (*B2*), intense-2 (*i2*), chestnut (*cn*), striped-2 (*st2*), light-2 (*lt2*), Margined-3 (*Mr3*).
 9. Duplicated L. G. (6 loci) . . . duplicated (*dp*), striped-1 (*stI*), Dilute (*D*), white-2a (*w2a*), dragonfly (*dg*), extended (*c*).
 10. Retracted L. G. (3 loci) . . . retracted (*r*), foliate (*fo*), dragonfly-suppressed (*dg-s*).
 11. Duskish L. G. (4 loci) . . . duskish (*dk*), Blizzard-2 (*Bz2*), criss-crossed (*cs*), purple (*pr*).
 12. Polymorphic L. G. (2 loci) . . . polymorphic (*py*), bobbed-2 (*bb2*).

In the following pages, the writers attempt to present linkage data for three genes that determined their loci, together with some related results. No detailed account of linkage studies of this plant will be given here (cf. IMAI 1933).

THE LOCUS OF DWARF

Dwarf (*dw*), which is one of the oldest mutants, is transmitted as a simple recessive to normal. This form is found to be linked with delicate (*dl*) of the delicate linkage group, as will be seen from table I.

TABLE I. F_2 FROM THE CROSS OF DELICATE WITH DWARF

Cross	Normal	Delicate	Dwarf	Delicate dwarf	Total
SM \times KD	50	25	26	0	101

On selfing 15 normal F_2 , the writers raised F_3 as shown in table II.

TABLE II. F_3 SHOWING LINKAGE BETWEEN DELICATE AND DWARF

Num. of pedigrees	Normal	Delicate	Dwarf	Delicate dwarf	Total
2	115	35	—	—	150
2	198	—	60	—	258
10	878	320	318	23	1539
1	153	26	29	24	232

Of these pedigrees, 2 segregated into normal and delicate, and another 2 into normal and dwarf, in both cases monogenically, while the remainder, except 1 which was in coupling segregation, showed digenic repulsion. The recombination frequency is 31.6 per cent from the repulsion data and 30.3 per cent from the coupling, the latter figure being more reliable.

THE LOCUS OF WHITE-2B

White-2b (*wzb*) is one of the genes that manifest white flowers. In table III are presented data showing linkage between white-2b and contracted.

TABLE III. F_2 FROM THE CROSS OF WHITE-2B WITH CONTRACTED

Cross	Normal	White-2b	Contracted	White-2b contracted	Total
G202 \times KD2	56	38	28	0	122

The segregation was repulsion, giving no double recessives. On selfing 11 normal F_2 , the writers obtained the data of table IV.

TABLE IV. F_3 SHOWING LINKAGE BETWEEN WHITE-2B AND CONTRACTED

Num. of pedigrees	Normal	White-2b	Contracted	White-2b contracted	Total
11	547	249	244	0	1040

All the pedigrees so far tested were segregated in repulsion scheme, and since they gave no double recessives, the recombination fre-

quency for white-2b and contracted cannot be calculated at present. Gene white-2b is allelomorphic to normal and flecked, and the repulsion data for flecked and contracted also gave no double recessives. However, flecked is linked with Margined-1 of the contracted linkage group in 1.2 per cent of recombination (IMAI 1931).

THE COMPLEXITY OF GLOBOSE

Globose (*Gb*) is a leaf form that is less commonly found in our gardens. The leaves are roundish and their lobes not much conspicuous (Fig. 1). The flowers (Fig. 2) are larger compared with the normal, frequently having more than five rays.

Globose acts as an incomplete dominant in inheritance. The F_1 hybrids

obtained by crossing Globose with normal bore leaves intermediate in form (hetero-formed) and large flowers. In F_2 the segregation occurred as shown in table V.

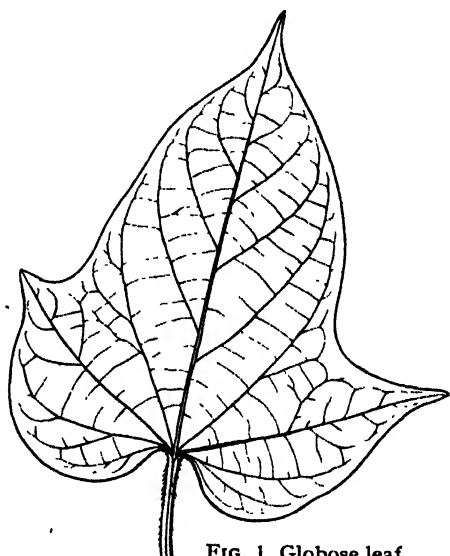


FIG. 1. Globose leaf.

TABLE V. F_2 FROM THE CROSS OF GLOBOSE WITH NORMAL

Cross	Normal	Hetero-formed	Globose	No-lobe Globose	Total
ID \times 1906	84	164	78	20	346
1906 \times L	4	10	4	1	19
1906 \times G	38	56	26	4	124
1906 \times 1919	40	93	31	9	173
Total	166	323	139	34	662
Expected	165.5	331.0	134.5	31.0	662
(Ratio)	(16)	(32)	(13)	(3)	(64)

$$\chi^2 = 0.636 \quad P = 0.729$$



FIG. 2. Globose

To account for the results, the following new genes may be registered.

No-lobe (*nl*) recessive; working on Globose results in nearly lobeless leaves. The laminae of no-lobe Globose are oblong in shape and sometimes have unobscured lobes.

No-lobe-suppressed (*nl-s*) recessive; working on a no-lobe Globose compound, produces normal Globose by suppressing the manifestation of gene no-lobe.

By homozygous combinations of these genes with Globose, the following leaf forms are manifested:

Normal +; *nl*; *nl-s*; *nl nl-s*.
 Globose *Gb*; *Gb nl-s*; *Gb nl nl-s*.
 No-lobe Globose *Gb nl*.

The matings shown in table V are supposed to be *Gb nl nl-s* × +++; and in F_2 , we should expect segregation into 16 normal: 32 hetero-formed: 13 Globose: 3 no-lobe Globose, the theoretical number calculated from this agreeing with the data of table V.

When Globose is crossed with cordate (*co*) the resulting F_1 hybrids bear leaves of a form intermediate between both parents, or Globose without side lobes. The recorded F_2 data are shown in table VI.

TABLE VI. F_2 FROM THE CROSS OF GLOBOSE WITH CORDATE

Cross	Normal	Hetero-formed	Globose	Globose without lobes	Cordate	Total
190 × 928	0	3	70	180	84	337
YK × 1906	0	6	88	251	108	453
455 × 1906	0	3	38	119	42	202
Total	0	12	196	550	234	992

The matings shown in the above table are supposed to be + *Gb nl nl-s* × *co* +++. Owing to close linkage between *Gb* and *co*, the segregation is somewhat complicated, only a few hetero-formed leaves having been obtained. Before discussing this subject, the F_3 data will be collected in table VII.

TABLE VII. F_3 FROM CROSS, YK \times 1906 ¹⁾

Character of F_2	Num. of pedigrees	Normal	Hetero-formed	Globose	Globose without lobes	Cordate	Total
Hetero-formed	2	9	12	5	—	—	26
	1	4	6	1	3	—	14
	2	18	40	—	—	22	80
Globose	4	—	—	61	—	—	61
	3	—	—	27	9	—	36
Globose without lobes	4	—	—	—	49	—	49
	3	—	—	15	55	—	70
	4	0	0	32	74	31	137

The normal F_3 segregates that were derived from the hetero-formed pedigrees bred true to type in the subsequent F_4 generation. On account of the segregation of gene no-lobe-suppressed, lobeless Globose had either segregated out or had segregated from Globose.

Returning to the linkage between Globose and cordate, we calculate the recombination percentage, on the basis of the data given in table VI, to be 1.2.

Some backcrosses were made in several ways in order to verify the genic constitution of the Globose character and to determine the linkage value for Globose and cordate. When F_1 , obtained by crossing Globose with normal, were backcrossed with normal, an equal number of normal and hetero-formed leaves were obtained, as expected. The data showing this are collected in table VIII.

TABLE VIII. BACKCROSS, $(+ \times Gb) \times +$

Backcross	Normal	Hetero-formed	Total
ID \times (ID \times 1906)]	52	59	111
(ID \times 1906) \times ID	87	76	163
Total	139	135	274

¹⁾ No pedigrees were propagated from cordate F_2 .

Next, the same F_1 were backcrossed with Globose, the data being shown in table IX.

TABLE IX. BACKCROSS, $(+ \times Gb) \times Gb$

Backcross	Hetero-formed	Globose	Total
1906 \times (ID \times 1906) . . .	56	51	107
(ID \times 1906) \times 1906 . . .	25	29	54
Total	81	80	161

The results were simple and accorded with our expectations. The F_1 , obtained from the cross of Globose with cordate, were backcrossed with normal, the results being collected in table X.

TABLE X. BACKCROSS, $(co \times Gb) \times +$

Backcross	Normal	Hetero-formed	Globose	Total
(455 \times 1906) \times ID . .	2	51	1	54
(1906 \times YK) \times RL . .	1	42	1	44
RL \times (1906 \times YK) . .	5	205	4	214
Total	8	298	6	312

As these crosses correspond to $\frac{co +}{+ Gb} \times ++$, the normal and Glo-

bose segregates are crossovers and the hetero-formed ones non-crossovers. The recombination is calculated directly on the basis of these segregates, the result being 4.5 per cent. Though this figure differs somewhat from the calculated from the F_2 data, it is more reliable on account of the results of backcrossing. Another backcross was made in such a way that similar F_1 were hybridized to cordate. Table XI contains the recorded data.

TABLE XI. BACKCROSS, $(co \times Gb) \times co$

Backcross	Hetero-formed	Globose	Cordate	Total
(455 + 1906) \times 455 . .	4	63	70	137
455 \times (455 \times 1906) . .	3	48	50	101
Total	7	111	120	238

Since the case corresponds to cross $\frac{co +}{+ Gb} \times co +$, the hetero-formed segregates are crossovers, the Globose non-crossovers, and the cordate a mixture of the two. From the ratio of the former two, the recombination is calculated and found to be 5.9 per cent, which is close to the previously estimated 4.5 per cent. When the calculation is made on the basis of their total numbers the result is 4.9 per cent, which is the most reliable figure at present.

The expenses in connection with the present research were defrayed from the grant given by the Foundation for the Promotion of Scientific and Industrial Research of Japan.

SUMMARY

So far the loci determined in *Pharbitis Nil* number 72, being located in 12 chromosomes. They include the two newly apportioned genes dwarf (*dw*) of the delicate linkage group and Globose (*Gb*) of the cordate linkage group. The recombination frequency is 30.3 per cent for dwarf and delicate and 4.9 per cent for Globose and cordate.

Globose is qualified by the two recessive genes, no-lobe (*nl*) and no-lobe-suppressed (*nl-s*).

REFERENCES

- HAGIWARA, T., 1930. Genetic studies of flower-colours in Japanese morning glories. IV. Bot. Magazine, Tokyo 44:573-580. In Japanese.
 IMAI, Y., 1931. Linkage studies in *Pharbitis Nil*. II Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbungsl. 58:317—331.
 ——— 1933. Linkage studies in *Pharbitis Nil*. III. Ibid. 66:219—235.
 YASUI, K., 1934. On the lethal genes in *Pharbitis Nil*. Jap. Jour. Genetics 9:184—186. In Japanese.

INHERITED CHANGES PRODUCED BY HEAT-TREATMENT IN *DROSOPHILA MELANOGASTER*

by

VICTOR JOLLOS

University of Wisconsin

(Received for publication September 9th 1934)

In 1929 R. GOLDSCHMIDT published a method for producing numerous mutations in *Drosophila melanogaster* by heat treatment of five- to six-day old larvae. During the following years I successfully applied GOLDSCHMIDT's method, altered to some extent, in examining the problem of whether environmental factors which can produce mutations might also have an immediate directing influence on the mutations produced by them ¹⁾. Other investigators (FERRY, SHAPIRO and SIDOROFF, ROKITSKY, PLOUGH and IVES, GROSSMANN and SMITH) have tried heat treatment of *Drosophila* larvae with contradictory results. Recently PLOUGH and IVES have published the results of thorough experiments in this field, which confirm definitely the possibility of producing mutations by this treatment. On some further points also they agree with my results; on others their findings, and even more their conclusions, differ from my own. It seems

¹⁾ In order to clear up widespread mistakes, I must emphasize that I have never been „GOLDSCHMIDT's co-worker" and I did not „continue his work." My laboratory in Dahlem was absolutely independent of GOLDSCHMIDT's, and until the time of my first publication, I had no communication with him, he being at that time in Japan. My results are accordingly the first independent confirmation of the heat treatment method. Furthermore, I was interested in the production of mutations by heat treatment only in so far as the method could be applied to my problem of directed mutations. For this reason I did not publish detailed records concerning the heat treatment in my preliminary communications.

necessary, therefore, to discuss the differences in order to make clear the present stage of the important problems connected with these experiments.

I am indebted to Professor PLOUGH for sending me a complete record of the experiments performed by him and his co-workers.

To summarize my main results, I found:

1. It is possible to produce mutations by heat treatment. (Confirmation of GOLDSCHMIDT's statements).

2. Some genes react to this treatment much more readily than the others.

3. If the treatment is modified, i.e., „dry” instead of the usual „moist” heat treatment, other genes mainly react — after moist heat treatment mainly the „white” and the „sooty” genes; after dry heat treatment chiefly a sex-linked gene causing spread-wings.

4. Further treatment of the mutated flies leads, in the case of these „semi-specific” mutations, to further mutations of the same gene in the same direction.

5. Heat treatment sometimes alters the cytoplasm. Variations due to such an altered cytoplasm are transmitted only by the female and for only a limited number of generations („Dauermodifikationen”).

6. Heat treatment causes non-inherited variations within the treated generation. A few of these appear more or less regularly, independently of the constitution of the stock used. These to some extent specific modifications are different following different treatments. Sooner or later, with repeated treatment, the same variations are produced as true mutations. („Parallelism of (main-) modifications and mutations”).

The „moist” heat treatment has been described by GOLDSCHMIDT (1929) and myself (1930).

In „dry” heat treatment experiments, on the fifth day after the removal of the parents the paper with attached larvae (and pupae) was taken out of the culture bottles and put into dry empty bottles covered with gauze. If a considerable amount of the food medium stuck to the lower part of the paper, this part was cut off. The bottles containing the papers with the attached larvae were then treated in the ordinary way. This is a rough method of „dry-heat” treatment. The humidity within the bottles may vary considerably, according to the humidity of the surrounding air in the „dry” incubator.

However, this variation is always much less than the difference between all „dry-heated” cultures and those heated in the ordinary moist culture medium. This method was therefore adequate for my purposes. I fully realize that in order to get more constant reactions and more uniform results in different laboratories the method should be improved by standardizing and controlling exactly the percentage of humidity in the treated cultures.

1. *The production of mutations by heat treatment*

The effectiveness of the heat treatment in my experiments seems absolutely conclusive. In nearly 700,000 flies from control lines there were found 22 independent mutations; in about 130,000 flies from heated lines, 319 appeared.

These numbers include only the mutations found in the F_1 , F_2 , and F_3 generations from flies treated during the fifth and sixth days of development, and from the corresponding controls. They do not include any case in which the same mutations appeared in both the heated and the corresponding control line. No such case occurred with my pure Florida stock, which had been inbred for many generations! Furthermore, there are included only six out of 28 „abnormal abdomen” variations in heated lines, because only those six cases have been kept for more than five generations. Therefore, in the remaining 22 cases it cannot be stated definitely whether the changes were true mutations (always alterations of the same gene?) or perhaps „Dauer-modifikationen” (see below). Finally, these records include only easily detectable mutations. Considering the number of flies involved in this comparison it was not possible to examine thoroughly each fly under a high power. The records give minimum mutation rates, therefore, in both treated and control lines. With these restrictions

they show a „mutation rate” $\frac{(\text{Number of mutations})}{\text{Number of flies}}$ of $\frac{22}{700,000} = 0.000031$ in the control lines and $\frac{319}{130,000} = 0.002453$ in the treated

lines. The mutation rate, therefore, has been increased nearly 80 (79.129) times by the treatment!

PLOUGH and IVES and GROSSMANN and SMITH also found a clear increase of the mutation rate in heat treated lines, but important

differences in our results remain. PLOUGH and IVES found a somewhat higher mutation rate in their controls (0.000041 instead of 0.000031) and a much lower rate than I did in the treated lines (0.000236 instead of 0.002453).

Hence in their experiments the mutation rate was increased by heat treatment scarcely six times, and in the experiments of GROSSMANN and SMITH even a little less ¹⁾.

The lower mutation rate in my control lines seems due to the use mainly, especially during the first year of my work, of the pure Florida stock inbred for many generations. I am sure that it cannot be explained by less thorough examination of the control lines. I myself wondered that I did not find any mutation in the first 50,000 Florida control flies and accordingly gave, therefore, perhaps even more attention to the controls than to the heated lines.

But more significant seems the much lower effectiveness of the heat treatment in the experiments of these other investigators. This lower efficiency is shown not only by the smaller number of mutations found in the heated lines but also by two other facts. First, in the records of PLOUGH and IVES about one-third of all mutations produced appear not in the first three, but in later generations after the treatment. Their treatment in those cases, therefore, did not cause a sufficient alteration of the genes to produce visible heritable changes at once, but only such changes as led to visible effects after a time (and possibly with the assistance of other unknown factors). In my experiments such delayed mutations were rare exceptions (altogether only 7 cases, not included in the list above) and I have examined at least as many flies from heated lines as PLOUGH and IVES, over 8 and more generations. This means that by my treatment the given gene has, in general, been altered at once sufficiently to produce a detectable mutation.

Further, PLOUGH and IVES seem to have got more flies (and more fertile flies) out of treated cultures than I did. I have emphasized that in general the prospect of getting mutations is much better

¹⁾ GROSSMANN and SMITH secured comparatively better results by treating younger larvae. In this respect I was not successful at all. In my experiments, heat treatment of younger larvae gave only an insignificant increase of the mutation rate. The few mutations found in those experiments are not included in the given numbers.

when only a few (up to 12) flies hatch after treatment. This happens chiefly when a temperature from 36°—37° is applied for 20—26 hours. Therefore, in order to save time, I have, with few exceptions during the last three years, kept and examined only treated lines of this kind, and their controls.

All these facts show that the general conditions in the experiments of PLOUGH and IVES must have been different to some extent from mine. This is clearly demonstrated by the fact (kindly communicated to me by Professor PLOUGH) that in Amherst the investigators were „not able to get fertile off-spring with a longer treatment than 18 hours at 36.5°,” while I have often treated my stocks successfully 24 hours at 36.5° and 20—24 hours at 37° (permanently well controlled).

But in order to explain my results, which were more than 13 times in excess of theirs, we must examine a little more in detail the mutations I have found in treated lines. This leads us to another problem:

2. The semi-specific influence of the heat-treatment on certain genes

Of the 319 independent mutations recorded from heated lines, 251 are repeated mutations of the white, the ebony (sooty), the black, and the sex-linked „spread-wing” (bifid?) loci. Twenty-six are repeated appearances of an autosomal „cosin-modifier” (not examined in detail), and 6 were „abnormal abdomen” (see above). The remaining 36 mutations appeared in the following frequencies: 6 bobbed, 5 „Curloid”, 3 vermilion, 3 yellow, 3 „aeroplanoid wings” (sex-linked „Dachflügel”), 2 „abnormal wing-ends”, 2 „unequal wings”, 2 aristaless, 2 star, and 1 each of „Pointedoid” (long narrow wings), „balloonoid”, garnet, vestigial, forked, singed, cardinal, and notch.

With the exception of „aristaless” and „notch”, all previously known mutations have been identified by mating with corresponding stocks from Dr. STERN's laboratory.

If we exclude the 26 cases of „cosin-modifier” not sufficiently analyzed and, therefore, perhaps belonging to different genes, and the six cases of „abnormal abdomen,” we find that four genes have been altered 251 times, while the remaining 36 mutations involve 17 different loci.

In my opinion, we have, therefore, to distinguish two results of the heat-treatment -- it causes an increase of the general mutation rate and, in connection with other environmental factors, it has a „semi-specific” influence on some few special genes.

A „semi-specific” reaction seems evident in the case of the mutations of the white, ebony, black and „spread-wing” genes (probably also of „abnormal abdomen” and „eosin-modifier”), which reappeared many dozens of times in the course of my experiments. The fact that mutations in the white and in the ebony, as well as in the black, loci were found so often after moist but not after dry heat treatment, while „spread-wings” were produced again and again by dry but not by moist heat treatment, indicates that the „semi-specific” reaction does not depend directly, or not only, on the high temperature but also on other environmental factors. It seems to depend little if at all on the internal (genetic) conditions of the treated culture. Mutations in the white and in the ebony locus have been found after moist heat treatment in all 7 different stocks used in those experiments, and „spread-wings” in all four stocks submitted to the dry heat treatment. Furthermore, in two cases offspring from the same parents, from my „spineless” stock, have produced eosin after moist heat treatment and „spread-wings” after dry heat treatment.

So the semi-specific reaction of the genes white, ebony, black, and „spread-wings” to the treatments applied in my experiments can hardly be denied. But it seems impossible to state definitely whether and to what extent a semi-specific reaction of lower grade might have been involved in the case of the 36 mutations of 17 other genes found one to six times.

My experience has shown (JOLLOS 1931b, p. 32—33) that slight differences of environmental conditions not yet sufficiently analyzed can increase or destroy the efficiency of the treatment; therefore, it seems not improbable that similar slight differences, not only of humidity but also perhaps of the chemical nature of food components, especially the yeast, might be conditions, together with the higher temperature, for a semi-specific reaction of other genes. As these conditions cannot yet be controlled sufficiently and therefore occurred irregularly, by chance, the mutations due to them were

necessarily comparatively rare. I am inclined to consider as coming in this category my mutations „aeroplanoid”, Pointedoid, Curloid, unequal wing, and „abnormal wing-ends”, which show the same phenotype as the „main somatic variations” produced by a given treatment (Compare p. 490).

When we exclude the assumed „semi-specific” mutations from our list, there remain 23 mutations in 12 different loci. That means a

mutation rate of $\frac{23}{130,000} = 0.00017$. On this view the general mu-

tation rate was increased 5.7 times by the treatment—only a little less than in PLOUGH and IVES’ experiments (Compare their figures, p. 479) If we consider all 36 mutations as due to the „general increase of the mutation rate” produced by heat treatment, the corresponding figures would be 0.000277 and 8.93.

PLOUGH and IVES now find that their data „indicate quite clearly that in addition to increasing the total number of mutations, the heat treatment also causes certain particular genes to mutate much more frequently than others.” However, their recurrent mutations are not the same as my „semi-specific” ones. Therefore, in spite of their own results, PLOUGH and IVES conclude only „that the treatment with high temperature increases the general mutation rate.”

But if we consider my experience that heat treatment under different environmental conditions (humidity, and probably also other factors) causes a semi-specific reaction of different genes, other semispecific mutations than those I have found are to be expected under the conditions in PLOUGH and IVES’ cultures, which were doubtless different (See above). The independent findings of the Amherst biologists seem, therefore, to confirm my statements very well.

In this connection, it should be mentioned that the recurrent mutations, star, vestigial and garnet, in the experiments of PLOUGH and IVES, have also appeared occasionally in my heated lines and are enumerated among the „nonspecific” mutations. On the other hand, PLOUGH and IVES have also found once my semi-specific mutation white. It seems, therefore, quite possible that general environmental conditions which were more regularly present in PLOUGH’s experiment have also occurred at times by chance during my treatment, and vice versa.

But why, then, assume at all a „general increase of the mutation

rate" caused by heat treatment besides the semi-specific reaction of certain genes under certain environmental conditions?

My main reason for this assumption is the following experience: In treated lines of my spineless stock the mutation vermilion, which had not appeared at that time in numerous control lines, was produced three times independently. But five months later vermilion appeared also in two untreated lines of the same stock. Furthermore, the mutation bobbed has been produced five times in heated lines of the Florida stock. Six months later it was found for the first time in untreated Florida lines, also. These facts seem to indicate that some processes of alteration, going on for unknown reasons within the genes mentioned, have been accelerated by the treatment.

The semi-specific reaction of certain genes to a certain heat treatment has been found to be highly independent of the genic constitution of treated stocks. On the other hand, the „general increase of the mutation rate" caused by this treatment, and especially the kind of mutations produced in this way, seem to depend to a great extent upon the constitution and the previous history of the stock used. The good correspondence of PLOUGH and IVES' figures with my data (after the exclusion of the semi-specific mutations) shows that an increase of five to six times in the mutation rate is probably the maximum (or even more than the maximum) general effect of heat treatment so far as easily detectable mutations are concerned.

3. „Directed Mutations"

The chief aim of my experiments from the beginning was to examine the influence of further treatment on the mutations produced experimentally. It was quite clear that only mutations appearing comparatively often in heat treated lines could be used for such a test, which means only my semi-specific mutations of the white, the ebony, the black (and the „abnormal abdomen") loci in moist heat and the mutation „spread-wings" in dry heat experiments. The results of further treatment, repeated many times, of eosin, blood and „weak" sooty lines have been reported in previous preliminary communications (JOLLOS, 1930, 1931a, b, 1932).

Eosin is one of the most frequent mutations produced by moist

heat treatment. Further treatment of these eosin lines has given ivory many times. Further treatment of selected and inbred ivory flies often produced „ecru” and white. In this way I have obtained twelve complete series leading step by step from wild through eosin to ivory to „ecru”(?), and finally to white; also many cases of mutation from eosin or ivory directly to white. In the same way, starting from blood as the first mutation step, five complete series of blood to apricot to „ecru” to white (and many single mutations in the same direction) have been produced. A reverse mutation has never been found in these repeatedly heated lines in the first three generations following each treatment.

Lines of the different allelomorphs kept without further treatment remained constant for over 100 generations. In later generations I have found two „spontaneous” reverse mutations to the wild type from eosin and one from white. Furthermore, sometimes in the third, and once in the fourth generation a mutation from ivory to white occurred (compare p. 479). With the exception of „ecru”, the different allelomorphs have been identified by comparison and mating with „original” stocks from Dr. STERN's laboratory. It should be mentioned that only a part of these step-by-step mutations have been included in the 319 mutations produced by heat treatment because very often there was no time to examine corresponding controls.

Similar results were gotten by repeated treatment of „weak”-sooty mutations („sooty 1,” JOLLOS, 1930, 1931). Allelomorphs of the same gene appeared, step by step, producing an increasingly darker pigmentation of the scutum and the wings, until finally a dark „ebony” stage was obtained. Twelve independent series from wild through some intermediate sooty stages to ebony were produced. Every new step was tested by crosses with „original” sooty-ebony and black stocks kindly given me by Dr. STERN. Only mutations in the ebony locus were kept and treated again. In these series also no reverse mutation was found in heated lines for five generations following the treatment. And here also, parallel lines of all stages kept without further treatment remained practically constant ¹⁾, up to 100 generations examined.

¹⁾ A further step in the direction towards ebony was also found once in the fifth generation, after the last treatment of a sooty 1 culture. (see p. 486).

Finally „weak spread-wings” mutations, which cause only a slight spreading of the wings, and which were produced frequently by dry heat treatment, were treated repeatedly in the same way. In six series from three different stocks this change also has been increased step by step over two to four intermediate stages, until completely spread wings have been produced ¹⁾. Crosses between the different stages have shown that here again new allelomorphs of the same sex-linked gene have been produced. And also, in this case, the different stages kept without further treatment, bred true and remained constant over 40 and more generations.

Similar experiments with my mutations black and „abnormal abdomen,” gave evidences of a similar „direction” of the mutations by the treatment. But both series of experiments were dropped after a number of repeated treatments, the black series because the more frequent appearance of „sooty” made the analysis too difficult, and the „abnormal abdomen” series because the repeatedly treated flies of this type very soon became completely infertile.

We are dealing here with the further direction of „visible” mutations. The fact that the „first” mutation in each series (i.e. eosin, blood, sooty ¹⁾) appeared, in general, only after repeated „unsuccessful” treatments, may indicate that similar processes of „directed” genic changes also precede the production of the first detectable mutation.

On the other hand, repeated treatment of one of my „bobbed” mutations did not give a similar result. A further, more extreme change of this mutated gene, was never produced — but bobbed must be considered as a non-specific mutation, due to the „general increase of the mutation rate” caused by heat treatment.

PLOUGH and LIVES did not find any directed mutations. As none of their mutations reappeared more than four times, a positive result could not be expected. On such a basis an examination of the problem of directed mutations would not be warranted. For my part, I can refer only to my actual experimental results, which seem to be sufficiently conclusive.

It may be objected that my directed series might have been pro-

¹⁾ Photographs of those different stages will be published in an extensive final report of my experiments.

duced, at least in large part, by selection. Two series of experiments performed bear on this point.

The first deals with „sooty 1.” From three „sooty 1” lines, not treated further, only the darkest flies were selected and mated in each generation. The selections started with the twelfth, the tenth, and the third generation following the last treatment and were continued through 104, 90, and 105 generations respectively. In the first and second line this repeated vigorous selection had no result at all. After 104 and 90 selections the lines remained within the limits of „sooty 1” as they were from the beginning. In the third line the pair selected out of the fifth generation following the last treatment (the third selection in this line) gave offspring showing the „sooty 2-sooty 3” character. In the next generation there was a clear segregation into „sooty 1”, „sooty 3” and the „sooty 2-sooty 3” parental type. Selected „sooty 1” pairs gave clear „sooty 1” offspring and no change was produced by continued selection during the following 100 generations. On the other hand, selected „sooty 3” pairs produced uniformly „sooty 3” offspring, within the limits of ordinary variability. Here also 100 further selections gave no „ebony” flies. It is quite clear, therefore, that the successful selection in the fifth generation of this line was due to a delayed mutation resulting from the last treatment (compare p. 479 and 484). Selection alone, without repeated treatment, did not produce within the given time limits the directed evolution reported above.

Similar negative results were obtained from continued selection within three „weak spread-wings” lines. Here the conditions for selection seemed to be especially favorable. There is comparatively great variability in the expression of this character, an overlapping from one grade to the next. Occasionally there may even be found in „spread-wing 1” cultures a few individuals showing the extremely spread-wings, the ordinary character of „spread-wing 4.” But here also selection of the most extreme pairs continued over 48 generations failed to produce progressive alteration of the inherited type. When I dropped the experiments upon leaving my laboratory in Dahlem, these lines were showing the same „spread-wing 1” character as before.

My series of directed mutations were produced by continued heat treatment and selection of the mutations appearing

step by step. Selection without further treatment was found ineffective in giving a similar evolution of the inherited changes studied. On the other hand there is sufficient evidence that frequently repeated treatment can produce the extreme allelomorphs of the mutated genes even without the help of special selection!

This evidence was obtained unintentionally. The experiments with the „sooty” series were in general conducted independently of the „white” series. In selecting the „stronger” sooty allelomorphs produced step by step, the eye color of the selected flies was disregarded. And, conversely, in the eye color series, in order to save time no attention was given as a rule to the body and wing pigmentation. When, however, all the lines were examined for the elimination of unnecessary ones, preparatory to starting new extensive experiments, it was found that in six of seven independently produced „ebony” lines on hand at that time all the flies were white eyed. The seventh ebony line contained only eosin, ivory and heterozygous eosin-ivory flies, but not a single red-eyed individual. And of seven „white” lines, four contained chiefly flies of the „sooty 3” type, while the flies of the three other lines nearly all showed the „sooty 2” character!

Following FISHER, PLOUGH and IVES (probably like the majority of geneticists of our day) are inclined to minimize the possible effect of „directed mutations” and to attribute the course of evolution, and especially the so-called „orthogenetic” evolution, only or chiefly to the influence of natural selection. From a purely mathematical point of view this may be justified, but in my opinion the biologist cannot neglect clear experimental facts like those communicated above ¹⁾.

4. *Cytoplasmic alterations („Dauermodifikationen”) produced by heat treatment*

In addition to the semi-specific and the „non-specific” mutations, there have sometimes also been found in heat treated lines variations transmitted only by females and only for a limited number of generations (not more than six). These variations, therefore, cannot be

¹⁾ The problem of the possible rôle of directed mutations in orthogenetic evolution will be discussed more in detail in my final report. (Compare also JOLLOS 1931b).

due to alterations of genes or chromosomes but must be attributed to alterations of the cytoplasm. They were comparatively rare, much rarer than mutations in treated lines. But nine clear cases of such cytoplasmic changes, involving five different variations, have been examined sufficiently. There were, furthermore, some few insufficiently analyzed, and therefore doubtful cases. So far as the inheritance is concerned, all these cytoplasmic alterations behaved in the same way—exactly like the „Dauermodifikationen“ of unicellular organisms (JOLLOS 1913, 1921) which also have been considered as due to alterations of the cytoplasm. It therefore seems justifiable to call these cytoplasmic changes experimentally produced in *Drosophila* „Dauermodifikationen“ also.

The variations produced by cytoplasmic alterations were: „aeroplanoid wings“, „abnormal abdomen“, „dwarfism“, „rudimentary wings“ and higher resistance to the treatment ¹⁾. Some of them were found repeatedly. In general, the treated generation itself was changed in this way. In one case only the variation was not found until the second generation after the treatment. As the altered cytoplasm does not always cause the change (compare the pedigree given in my 1932 paper), it is uncertain whether this late appearance was due to a weak „expressivity“ of the cytoplasmic alteration in the treated and the F_1 generation or to a delayed appearance of the cytoplasmic alteration itself (similar to the occasionally delayed appearance of mutations in heat treated lines).

PLOUGH and IVES did not find clear „Dauermodifikationen“ but their results confirm my statement that heat treatment produces cytoplasmic changes transmitted only through the female. As their treatment in general was less effective, a better confirmation could hardly be expected.

5. *The parallelism of main-modifications and mutations produced by heat treatment*

Amongst the numerous non-inherited variations produced by heat treatment within the treated generation, some few

¹⁾ „Pedigrees“ of two of those „Dauermodifikationen“ („aeroplanoid wings“ and „dwarfism“) have been published (JOLLOS 1931b, 1932). My whole results on cytoplasmic alterations in heat treated lines of *Drosophila* are now in print.

have been found more or less regularly, independently of the genetic constitution and the previous history of the different stocks used. But moist heat treatment produced other „main-modifications” than dry heat treatment — the former treatment caused chiefly sooty, abnormal abdomen, „pointedoid” (long narrow wings, JOLLOS, 1933b, Photogr. 3a) and „aeroplanoid” wings („Dachflügel”, JOLLOS, 1933b, Photogr. 1), while dry heat treatment produced chiefly modifications of the type of „spread wings” (*ibid.*, Photogr. 2), curly („curloid”) wings, „abnormal wing-ends”, „unequal wings” (*ibid.*, Photogr. 5) and again „pointedoid”. (Different „main-somatic variations” can be produced, furthermore, by treating larvae of different ages. This experience might be of great interest for experimental embryological work. For our problem here an examination of those differences is at the present time of less use considering my hitherto, unsuccessful attempts to produce frequent mutations by treatment of larvae younger than 5—6 days old¹⁾).

Sooty-like somatic variations have been found two times, abnormal abdomen modifications three times and spread—wings 5 times in control lines. In the heat treated generation somatic variations of these types appeared several hundred times. None of the other somatic variations frequently produced in treated generations has ever been found in control lines!

On the other hand, „sooty” and „abnormal abdomen” were common (semi-specific) mutations produced by moist heat treatment, while „spread-wings”, as stated, was the chief mutation appearing in my dry heated lines. Furthermore, the mutation „aeroplanoid” wings has been found three times in moist heated lines and the mutation „unequal” wings two times in dry heated lines.

When I found sooty and „abnormal abdomen” mutations after moist heat treatment I took this parallelism of these frequent mutations and main-modifications to be „chance coincidence”, having in mind that there are only a limited number of possible viable variations during the embryonic development and in an adult fly —

¹⁾ Recently GOLDSCHMIDT (1933) states that he has also found different somatic variations in lines treated differently. He does not give any information as to whether (and in what way) he applied different environmental conditions to the same larval stage or the same treatment to different larval stages.

just as PLOUGH and IVES do now and as GOLDSCHMIDT was inclined to do, when he had also found sooty in treated lines as a somatic variation as well as a true mutation.

But when I later obtained „aeroplanoid” wings three times in repeatedly moist-heated lines, and „spread-wings” dozens of times and „unequal” wings twice in dry-heated lines, the parallelism of main somatic variations of the treated generation and of mutations appearing later in the treated lines seemed much more significant. I now expected to be able by repeated dry heat treatment to produce also mutations of the „curly”, the „pointedoid” and the „abnormal wing-end” types.

Further experiments have shown the correctness of this „prophecy”. Twice I have found the mutation „abnormal wing-end,” five times (in four different stocks!) the dominant mutation „curloid” (= curly?), and once the new dominant sex-linked mutation „pointedoid.”

This means that all five types of main somatic variations caused by dry heat treatment and three of the four main somatic variations caused by moist heat treatment, have been produced also as true mutations by the same treatment. There remains for further test only to produce a „pointedoid” mutation by moist heat treatment.

PLOUGH and IVES have also found some cases of such a „parallelism.” But in their material similar modifications appeared, though more rarely, in untreated lines as well. They therefore explain their results, as mentioned above, merely by „chance coincidence,” and one case by parallel induction.

In my opinion the eight-fold „parallelism of the main-modifications and the mutations” produced by the same treatment in my experiments can hardly be explained by „chance coincidence,” especially when it is considered that mutations so rare or absolutely unknown in *Drosophila melanogaster* as curly (curloid) and „pointedoid” are involved.

From my results I have drawn the following practical conclusion (JOLLOS, 1931): „If external factors which produce mutations, regularly cause definite somatic variations in the treated generation we may expect to get after repeated analogous treatment the same changed types sooner or later also as true mutations.” It seems worthwhile to examine, by similar experiments with other organisms, whether this conclusion is generally applicable or not.

But how can this striking parallelism be explained? While the parallelism itself seems to be a well established fact, the explanation I have tried to give is only an hypothesis.

The results that have been presented show that the same treatment in a number of cases (the mutations) alters certain genes, but much more frequently (in the case of somatic variations) it does not alter the genes but „something else”; yet both alterations cause the same change in the phenotype of the adult fly. It is, I think, more or less generally believed that the genes influence the course of the embryonic development by producing specific substances which act on the cytoplasm. My hypothesis assumes that the „something else” altered by heat treatment in the case of the main-modifications (somatic variations) is the „product,” the specific substance, produced by the particular genes altered in the corresponding mutations. Since alteration of this specific „gene-product” and that of the corresponding gene itself, caused by the same environmental factors, has the same effect on the development of the individual fly, we may conclude that the corresponding genes and „gene-products” have the same or a very similar structure. The much greater frequency of alterations of the „gene-product” (leading to „modifications”) than of the gene itself (leading to corresponding mutations) may be attributed to the better „insulation” of the genes due to protection by the chromosome cover).

So far as I can see, there remains theoretically only one other possible explanation, which was mentioned in my preliminary communication (JOLLOS, 1933a). The main somatic variations caused by heat treatment in the treated generation might be regarded not as „modifications” but as somatic mutations. We should then have only a parallelism of corresponding mutations in germinal and in embryonic cells, produced by the same treatment. If this should be true my hypothetical explanation would lose its experimental basis, but my practical conclusion would not be altered.

As a matter of fact, heat treatment can also sometimes produce somatic mutations. Thus I found three times in the treated generation males with one red (wild type) and one eosin eye (producing normal red eyed offspring) and twice flies with one normal and one „pointed-oid” wing. It is therefore quite possible that some few cases of my so-called main-modifications were indeed somatic mutations, but for

the overwhelming majority of the variations in the treated generation such an explanation seems highly improbable. Among many hundreds of „pointedoid” flies of the treated generations examined, only five (two in the first, three in a second case) were mosaics; among many hundreds (in each case) of somatic variations of sooty, „aeroplanoid,” „curloid” or „abnormal wing-ends” types not a single mosaic individual has been found. Finally, among thousands of „somatic spread-wings” flies there were found not more than nine individuals with only one wing spread. This lateral difference seems in this case absolutely insignificant since it appears not infrequently in true (germinal) mutations also! Furthermore, the somatic variation „spread-wings” was produced by dry heat treatment so regularly (at least a few individuals with spread-wings hatched out in more than 90 per cent of all cultures treated in this way) that the assumption that all or the majority of these variations were somatic mutations would claim an efficiency of the treatment and a specificity of gene reaction astonishingly far beyond the most successful production of mutations yet known. For the present, therefore, it seems much safer to regard the phenotypic variations caused by heat treatment in the treated generation as „modifications,” as we have done. This problem can hardly be cleared up definitely with *Drosophila*; similar experiments with organisms which can also be propagated vegetatively are needed.

In some cases („abnormal abdomen”, „aeroplanoid” wings, see above) there has been found a threefold parallelism, a parallelism not only of modifications and mutations, but also of „Dauermodifikationen,” produced by the same treatment (JOLLOS, 1933a, b). It would not be difficult to fit the „Dauermodifikationen” also into my hypothetical explanation. But at the present time, this seems premature. The data concerning a parallelism of Dauermodifikationen and mutations are yet comparatively few. Therefore, in this respect, „chance coincidence” cannot be excluded. *

In comparing the results of my heat treatment experiments with those of PLOUGH and IVES the following conclusions seem justified: Of my six statements formulated at the beginning of this communication, PLOUGH and IVES have definitely confirmed Point 1. In general their treatment was less effective and was done under somewhat

different environmental conditions. However, their data confirm by principle Points 2 and 5 also, and to some extent, Point 6. Considering the different conditions and the weaker effectiveness of the treatment applied by PLOUGH and IVES, a confirmation of Point 4 could not be expected. Finally, their experiments do not deal at all with Point 3.

For the future the most important thing is to improve the treatment by clearing up the rôle of the other environmental factors which influence the efficiency of the heat treatment and by standardizing them ¹⁾).

LITERATURE CITED

- FERRY, L., N. T. SHAPIRO, B. N. SIDOROFF 1930 On the influence of temperature on the process of mutation, with reference to GOLDSCHMIDT's data Amer. Nat. 64: 570—574
- FISHER, R. A. 1930. The genetical theory of natural selection. Oxford Univ. Press
- GOLDSCHMIDT, R. 1929: Experimentelle Mutation und das Problem der sogenannten Parallel-induktion. Biol. Zbl. 49: 437—448
- GOLDSCHMIDT, R. 1933 Some aspects of evolution Science 78: 539—547.
- GROSSMANN, E. F. and T. SMITH, Jr. 1933 Genic modifications in *Drosophila melanogaster* induced by heat irradiation Amer. Nat. 67: 429—436.
- JOLLOS, V. 1913. Experimentelle Untersuchungen an Infusorien. Biol. Zbl. 33
- JOLLOS, V. 1921: Experimentelle Protistenstudien Arch. f. Protistenk. and sep. ed. Jena, G. Fischer.
- JOLLOS, V. 1930: Studien zum Evolutionsproblem I. Über die Experimentelle Hervorrufung und Steigerung von Mutationen bei *Drosophila melanogaster*. Biol. Zbl. 50: 542—554.
- JOLLOS, V. 1931: Die experimentelle Auslösung von Mutationen und ihre Bedeutung für das Mutationsproblem. Naturwissenschaften 19: 171—177.
- JOLLOS, V. 1931a: Gerichtete Mutationen und ihre Bedeutung für das Evolutionsproblem. Biol. Zbl. 51: 137—140.
- JOLLOS, V. 1931b: Genetik und Evolutionsproblem. Suppl. Bd. Zool. Anzeiger 5: 282—295 and sep. ed. Leipzig Akadem. Verlagsges.
- JOLLOS, V. 1932: Weitere Untersuchungen über die experimentelle Auslösung erblicher Veränderungen bei *Drosophila melanogaster*. Zeitschr. f. indukt. Abst. u. Vererb. 62: 15—23.

¹⁾ This will require costly apparatus, technical help and probably the combined effort of several investigators working together—conditions at present not at my disposal.

- JOLLOS, V. 1933: Weitere experimentelle Untersuchungen zum Artumbildungsproblem. *Naturwissensch.* 21: 455—456.
- JOLLOS, V. 1933a: Die Übereinstimmung der bei *Drosophila melanogaster* nach Hitzeeinwirkung entstehenden Modifikationen und Mutationen. *Naturwissensch.* 21: 831—834.
- PLOUGH, H. H. and P. T. IVES. 1934: Mutations and somatic variations induced by high temperature in *Drosophila*. (Abstract). *Amer. Nat.* 58.
- PLOUGH, H. H. and P. T. IVES 1934a: Heat induced mutations in *Drosophila*. *Proc. Nat. Acad. Sciences.*
- ROKITSKY, P. T. 1930: Über das Hervorrufen erblicher Veränderungen bei *Drosophila* durch Temperatureinwirkung. *Biol. Zbl.* 50: 554—566.

VARIATIONS IN THE BUD-OPENING OF FAGUS

by

S. J. WELLENSIEK Buitenzorg, Java
and

HELENA L. G. DE BRUYN Wageningen, Holland

(Received for publication August 8th 1934)

With 3 plates and 2 tables

CONTENTS

I. INTRODUCTION; SCOPE OF WORK	495
II. MATERIALS AND METHODS	496
III. RESULTS	497
§ 1. <i>The indices of bud-opening</i> , p. 497; § 2. <i>The correlations between the indices of different years</i> , p. 498; § 3. <i>The frequency distributions</i> , p. 498; § 4. <i>The variability from year to year</i> , p. 499.	
IV. DISCUSSION	500
V. SUMMARY	503
LITERATURE CITED	503
TABLE I—II	504—505

I. INTRODUCTION; SCOPE OF WORK

The occurrence of variations in the bud-opening of woody plants is generally known. GILTAY (6, p. 80) has drawn the attention to these variations among trees, planted in a single avenue. The nature of these variations, whether genotypical or phenotypical, has remained unknown. In MATSUURA's monograph (8) no instances of bud-opening-variations have been mentioned, at least as to leaf-buds which are treated in this paper exclusively.

Experimental work on the mentioned problem is of course ex-

tremely hard. In some cases, however, conclusions may be drawn deductively and the present work offers an instance of this with regard to *Fagus*.

We tried to find an answer to two questions:

1. are the variations in the bud-opening constant?
2. are these variations the expression of genetically determined differences or are they modifications? The observations were started in 1924 by WELLENSIEK, were made in 1927 and in 1930—1933 by HELENA DE BRUYN, while WELLENSIEK is responsible for the mathematical treatment of the material. WELLENSIEK (9) published the results of 1924—1926, concluding that the variations probably are inherited.

WOLDA, cited bij Bos (2, p. 492), made pictures of a number of beeches with just opened buds in 1927 and 1928, illustrating the constancy of the individual differences.

II. MATERIALS AND METHODS

The observations were made on 42 trees, planted in a single avenue (Binnenhaven, Wageningen-Holland), running about North-South and pictured in fig. 1. The trees were numbered 1—42 and during 10 consecutive years the date of opening of the leaf-buds was noted. Usually most of the buds of one tree open almost simultaneously. In some cases the buds of a certain branch open distinctly earlier than the rest of the tree. We always noted the earliest possible date. As date of opening was considered the date on which the leaf-surface had unfolded. The observations were made early in the morning.

During the first years the degree of constancy was judged by comparing the graphically represented opening-dates, ordinated to the tree-number. In this way „bud-opening-lines” were obtained, as, for 1924—1926, were published by WELLENSIEK (9, fig. 1).

This method has become inconvenient, because the material has increased too much. Besides, the need for more accurate a judgment was felt and we arrived at this in the following way.

For each year of observation each tree obtained a number indicating the degree of earliness. As degrees of earliness the numbers of the dates of opening during the opening-period were taken. When this period — as in 1924 — ran from April 30 to May 12, which

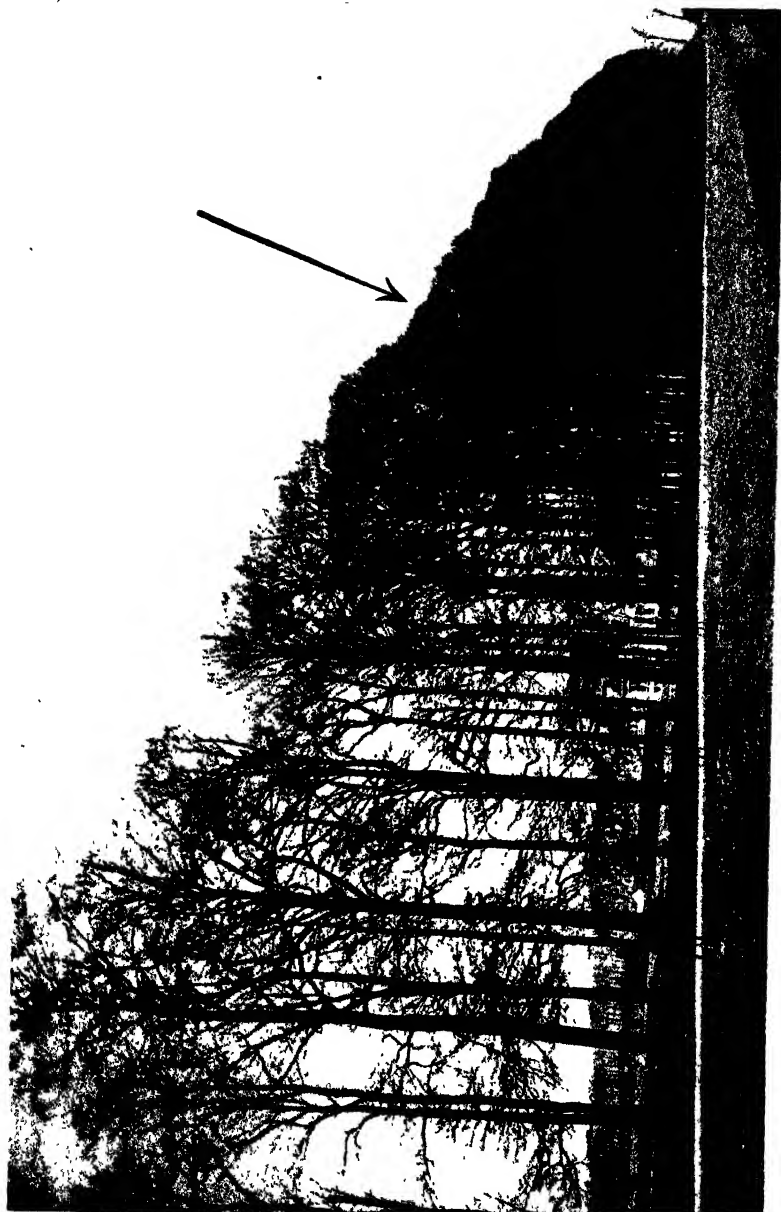


Fig. 1a. The trees on May 1, 1931.

(The arrow indicates tree no. 11)

J. v. d. Peppel phot.



Fig. 1b. The trees on May 3, 1932.
(The arrow indicates tree no. 11)

J. v. d. Peppel phot.

is 13 days, the trees, opening on April 30, obtained the degree 1. Those trees, opening on May 1, obtained the degree 2, and so on.

For the sake of comparison, the total period of opening for the 10 years of observation was set to 10 days and the degrees of earliness were accordingly converted. The so obtained figures are called "index of bud-opening".

The constancy of the differences was judged by calculating the mean opening-index and the coefficient of variability for each tree during 10 years. Besides, the coefficients of correlation between the ranges of indices for two years were computed for all the possible combinations two by two of the 10 years of observation.

For judging the question whether the variations are modifications, the frequency distribution of the number of trees, opening on the dates of an opening-period, was graphically compared with the theoretical frequency distribution in case of chance.

Finally the mean indices and the coefficients of variability per year of observation were computed. In addition to the graphs on the frequency distribution, these data are valuable when judging the differences from year to year.

The formulae used are those, mentioned by JOHANNSEN (7).

For simplicity's sake the years of observation, 1924—1933, will be numbered 1—10 in the following.

III. RESULTS

§ 1. *The indices of bud-opening*

In table 1 the indices of bud-opening are dealt with. When we consider these indices in horizontal rows, consequently the indices per tree during the 10 years of observation, a rather great variation is found to occur in certain cases, but the variation is generally small, while for instance trees 3 and 11 show almost no or entirely no variation.

Considering the mean indices, we find all values between 1.00 and 9.70 which is nearly the highest possible value of 10.00. Mathematically significant differences are usually present between trees differing about 2.50 in their mean indices. If we take, for instance, trees 2 and 9, the difference amounts to 2.30 ± 0.76 and this difference is over 3 times its mean error.

Consequently we may conclude that constant differences in index of bud-opening occur among our material. Some trees are constantly more early, others are constantly more late. The extremes are represented by trees 3 and 11, the former extremely late, the latter extremely early. In this case the difference in index is more than 40 times its mean error.

The very early tree 11 has been indicated in fig. 1 by the arrow. Fig. 1a gives the situation in 1931; fig. 1b pictures the material in 1932. In both cases the earliness of tree 11 is evident.

The last column of table 1 mentions the coefficients of variability of the bud-opening indices per tree. If these values are compared with the mean indices, a certain relation cannot be denied, for usually a low mean index — as in trees 10, 23, 25, 26, 32, 40 — is accompanied by a high coefficient of variability, while a high mean index — as in trees 3, 8, 17, 27, 28, 38, 41, 42 — is accompanied by a low coefficient of variability. An exception to this rule is tree 11.

§ 2. *The correlations between the indices of different years*

In table 2 the coefficients of correlation between the series of bud-opening indices for all possible combinations two by two of the years of observation are mentioned. The coefficient, printed in a certain square of the table, corresponds to the correlation between the years indicated at the utmost left of the row and on top of the column of the square.

We find all coefficients of correlation high and significant. The difference between the highest and the lowest value which resp. are $r_{2,8}$ and $r_{1,5}$ amounts to 0.23263 ± 0.09575 which is 2.43 times its mean error and therefore cannot be considered as mathematically significant. Consequently the conclusion may be drawn that all coefficients of correlation differ but slightly which again is a very strong argument in favour of the constancy of the variations in the bud-opening.

§ 3. *The frequency distributions*

The 10 graphs, pictured in fig. 2, have on their abscisses the dates of bud-opening and on their ordinates the numbers of trees opening

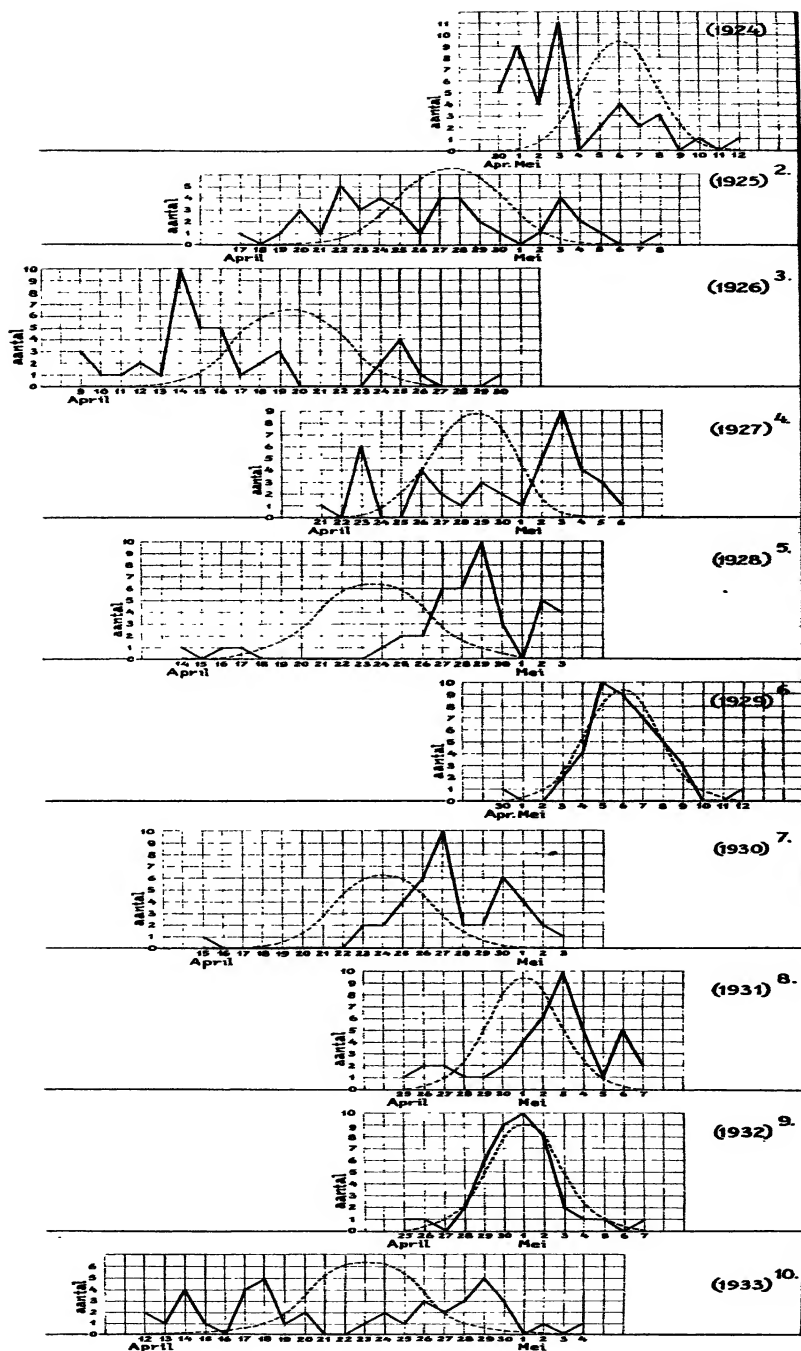


FIG. 2. Frequency curves of the numbers of trees, opening on the dates of the opening-periods. Drawn lines: actual distribution Dotted lines: theoretical chance curve. (aantal = number).

on these dates. The drawn lines represent the actual frequency distribution, while the dotted lines represent the theoretical curves in case of chance deciding over the distribution. In 1929 and 1932 the agreement between the actual distribution and a chance curve is close. All other years show smaller or larger deviations. Years as 1924, 1926, 1927, 1928, 1930 seem to have nothing to do with a chance distribution.

This points to another cause than chance only deciding over the distribution. If a number of polymeric genes was responsible for the variations in bud-opening, also a chance curve might be expected. Since, in most cases, this is not found, it is evident that some or other genetical basis decides over the realization of the variations.

Anyhow, chance alone is not the deciding factor. The actual frequency distribution seems to be rather arbitrary and then it may be expected to agree in some cases with a chance curve, as 1929 and 1932.

§ 4. *The variability from year to year*

If, once more, we consider the bud-opening indices from table 1 and compare the mean indices per year of observation with the duration of the period of bud-opening, with their coefficients of variability and with the frequency distribution, pictured in fig. 2, some conclusions may be drawn with regard to the variability in bud-opening from year to year.

In the first place striking differences between the means may occur. The largest difference occurs between years 1924 and 1928 and is 3.97 ± 0.49 which is mathematically certain.

These differences have nothing to do with the earliness of the period of bud-opening as a whole, but point to differences within the periods. If chance decided over the date of bud-opening, the general mean index of bud-opening over 10 years would be expected to amount to about 5.50. Actually it is 5.58 ± 0.12 which is very close to the expectation. However, in certain years significant differences from the expected general mean occur.

Furthermore, there is no clear relation between the mean index for a certain year and the length of the period of bud-opening. Rather low means, as in 1924 and 1926, may be connected both with a short

and a long period and the same holds true for rather high means, as in 1928 and 1931.

We find, however, a clear relation between the mean index per year and the corresponding coefficient of variability. In general, low means are correlated to high variability and high means are correlated to low variability. Also, in years with a low mean index the frequency distribution seems to be skew to the left, while in years with a high mean this distribution is skew to the right. Years 1924 and 1926 offer instances of the former, years 1927, 1928, 1930 and 1931 illustrate the latter.

Comparing the mutual positions of the 10 graphs in fig. 2, we see that 1924, 1927, 1929, 1931 and 1932 are situated most at the right which indicates these years as late. Correlated to this lateness is a short duration of the whole period of bud-opening.

These latter differences must be ascribed to the weather conditions before and during the bud-opening. Of course, these conditions vary considerably from year to year. However, if the trees of observation would be genetically uniform with regard to the ability of bud-opening, considerable differences in the mean indices, in the variability and in the frequency distribution per year could hardly be expected. Again, it would follow that genetical differences occur. Trees, phenotypically similar under a certain set of weather conditions, may react differently under another set of these conditions which may cause the differences from year to year. These variations, however, are not so large as to undo entirely the ranges of bud opening from the earliest to the latest individuals.

We might suppose that genetically early individuals are more dependent of certain favourable external conditions and consequently are more variable from year to year. It is suggestive to suppose tree number 11 to be homozygously early, resulting in the utmost constancy. Heterozygosity then would result in greater variation. Of course, this is nothing but a mere suggestion, but the variations, obtained in this way, may bring about the variations from year to year.

IV. DISCUSSION

In estimating our results let us first consider the possible errors in the observation and in the mathematical treatment of the material.

The observation of the date of bud-opening, resp. of the unfolding of the leaf-surface, usually is so sharp that no doubt is left. Both authors worked together in 1926 and agreed perfectly. Even if an error of 1 or 2 days would be made, this cannot influence the main results.

When calculating the indices of bud-opening, some inaccuracy may arise from the rounding off to whole numbers. Again, these errors cannot be large enough to influence the main results and therefore the rounding off was practiced in order to keep the rather elaborate calculations as simple as possible.

The constancy of the individual variations in the bud-opening is without doubt. Both the differences in the mean indices per tree and the correlations between the series of indices per year leave no doubt in this respect. This already points to a genetical basis of the variations.

Furthermore, since chance hardly can be responsible for the variations per tree, as judged from the frequency distributions, these variations must have a genetical basis. This is also evident, when we realize that the trees of observation are exposed to practically the same weather conditions, since all have a similar position. External influences which might cause the individual variations are therefore only differences in soil and it is very improbable that soil differences may cause such enormous variations in the bud-opening. This is the less probable, since very early and very late individuals may stand near each other, as is seen in the series of mean indices in table 1.

The only objection which can be made to our conclusions is that nothing is known about the origin of the material. However, judging the size of the trees, all have apparently the same age.

A number of 10 years of observation can be considered large enough, so that the objection of Prof. IHNE which he wrote to one of us: „... three years of observation is rather short and I expect some very early trees to be very late in succeeding years. . . .” does not hold.

The suggestions as to the cause of the variations from year to year, however, are based on too small a material to be more than suggestions. Although it seems quite possible that genetically slightly different trees may react in the same way to a certain set of weather conditions, but differently to another set of conditions, this conclusion may not be considered as proved.

Our conclusions are of importance for the collecting and comparing of phenological observations. They indicate that these observations in different years should refer to one and the same individual, unless significant errors may be made. Of course, this holds true for *Fagus* in the first place, but it is evident that other species will vary similarly.

It is interesting to compare some of the data, collected by phenologists, with our own observations. Bos (1, 2, 3, 4, 5) has published extensive phenological reports on observations made in Holland. In 1927 he (1, p. 299) reported that 1926 was a very early year, only preceded by 1894 in the period 1894—1918. *Fagus* was said to open on April 20. In said year which is also the earliest among our 10 years of observations, the bud-opening started in our material on April 9 with an average on April 17. This is only slightly different from Bos' data.

According to Bos (3, p. 758) SCHIPPER observed that beeches growing on a certain type of soil, called „potklei”, opened their buds later than other beeches. Evidently we deal with chance variations in this case and their occurrence is not at all contradictory to the simultaneous occurrence of genetical variations.

The need for observing the same individual in succeeding years is illustrated by the data for 1929 and 1930, mentioned by Bos (4, table facing p. 658; 5, table facing p. 870). Two different observers in the same place, namely in Maastricht, found differences in the bud-opening of *Fagus* of 18 days in 1929 and of 5 days in 1930.

We originally planned to study also the variations in the dropping of the leaves and their relation to the variations in the bud-opening. This had to be omitted, however, since no well defined criterion for the indication of a definite date in this respect could be found.

Nor did we study the periodicity in the bud-formation. It leaves little doubt that the variations in the bud-opening can be brought back to variations in the formation of the buds, but the solving of this problem is left to future investigators.

Also, an experimental study of the variations must be left to the future. Since we know the constant extremely early tree number 11 and the almost constant extremely late tree number 3, it would be

highly interesting to study their generative progeny as well as their vegetative progeny obtained by cutting.

V. SUMMARY

The individual variations with regard to the date of bud-opening of 42 *Fagus* trees were studied during 10 years.

From a mathematical treatment of the data collected the conclusion can be drawn that the variations are constant and are no chance variations exclusively, so that genetical differences with regard to bud-opening occur.

LITERATURE CITED

- (1) Bos, H. Phaenologische waarnemingen over 1926 (Landbouwkundig Tijdschr. 39, 1927: 294—313 and 326—344.)
- (2) Bos, H. Phaenologische waarnemingen over 1927 (Landbouwkundig Tijdschr. 40, 1928: 481—496, 517—527 and 582—591.)
- (3) Bos, H. Phaenologische waarnemingen over 1928. (Landbouwkundig Tijdschr. 41, 1929: 754—780.)
- (4) Bos, H. Phaenologische waarnemingen over 1929. (Landbouwkundig Tijdschr. 42, 1930: 657—689.)
- (5) Bos, H. Phaenologische waarnemingen over 1930 (Landbouwkundig Tijdschr. 43, 1931: 868—889.)
- (6) GILTAY, E. Plantenleven, tweede deel. Groningen—Den Haag, J. B. Wolters, 1918, 168 pp.
- (7) JOHANNSEN, W. Elemente der exacten Erblchkeitslehre. Jena, Gustav Fischer, 3e Aufl., 1926, XI + 735 pp.
- (8) MATSUURA, HAJIME. A bibliographical monograph on plant genetics 1900—1929. Sapporo, Hokkaido Imperial University, 1933, 787 pp.
- (9) WELLENSIEK, S. J. Variatie in de ontluiking van beuken. (Landbouwkundig Tijdschr. 38, 1926: 167—171.)

TABLE 1. Indices of bud-opening with statistical constants

year number of tree	1 (1924)	2 (1925)	3 (1926)	4 (1927)	5 (1928)	6 (1929)	7 (1930)	8 (1931)	9 (1932)	10 (1933)	mean	coefficient of variability
1	3	2	3	5	7	5	6	3	4	3	4.10 ± 0.50	36,910
2	4	8	5	8	9	5	8	8	6	8	6.90 ± 0.55	23,770
3	10	10	10	10	10	10	9	10	8	10	9.70 ± 0.21	6,601
4	3	5	4	8	8	7	7	7	6	8	6.30 ± 0.56	26,608
5	3	4	4	8	9	7	8	8	6	7	6.40 ± 0.65	30,619
6	1	3	3	4	8	6	7	7	5	7	5.10 ± 0.72	42,463
7	1	4	3	6	8	5	7	6	5	6	5.10 ± 0.64	37,667
8	6	6	5	8	9	6	8	8	6	8	7.00 ± 0.42	18,071
9	3	3	3	6	8	5	6	5	5	2	4.60 ± 0.58	37,904
10	1	2	1	2	2	4	6	4	4	1	2.70 ± 0.54	59,837
11	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1.00 ± 0.00	0,000
12	2	3	3	4	7	5	6	6	4	6	4.60 ± 0.52	33,957
13	3	4	4	8	8	5	8	7	6	5	5.80 ± 0.59	30,648
14	5	5	5	8	8	8	8	7	6	7	6.70 ± 0.42	18,954
15	3	6	4	8	8	5	7	7	6	7	6.10 ± 0.53	25,869
16	3	6	4	8	8	5	7	8	6	7	6.20 ± 0.55	26,795
17	8	8	5	9	10	7	9	9	7	8	8.00 ± 0.45	16,770
18	3	3	3	8	8	6	7	6	4	3	5.10 ± 0.67	39,655
19	3	6	2	6	7	4	6	6	5	1	4.60 ± 0.64	41,476
20	2	3	3	4	8	5	6	5	5	3	4.40 ± 0.56	38,300
21	3	4	3	6	7	5	7	6	6	3	5.00 ± 0.52	30,984
22	3	3	3	4	8	5	7	7	5	4	4.90 ± 0.59	35,873
23	1	2	2	2	7	4	5	5	3	3	3.40 ± 0.58	51,282
24	2	4	3	4	7	5	5	6	5	3	4.40 ± 0.48	32,461
25	2	3	1	2	2	5	5	2	4	1	2.70 ± 0.47	52,511
26	2	3	1	2	6	4	6	2	4	1	3.10 ± 0.59	56,703
27	7	9	8	9	10	7	9	9	6	8	8.20 ± 0.39	14,222
28	9	9	8	9	10	8	8	10	10	8	8.90 ± 0.27	9,333
29	6	5	3	4	8	5	7	7	5	6	5.60 ± 0.48	25,505
30	3	5	3	8	7	6	6	7	5	3	5.30 ± 0.58	32,736
31	6	5	4	8	8	6	8	7	5	7	6.40 ± 0.45	21,195
32	2	2	2	2	6	3	6	2	3	1	2.90 ± 0.55	56,555
33	3	7	8	9	10	6	9	9	6	8	7.50 ± 0.65	26,163
34	2	4	4	7	8	5	6	5	5	3	4.90 ± 0.57	34,694
35	6	8	9	9	10	5	9	9	7	7	7.90 ± 0.50	19,156
36	1	4	3	6	7	5	7	5	5	3	4.60 ± 0.60	39,130
37	3	6	3	8	8	5	7	5	5	3	5.30 ± 0.62	34,842
38	7	8	8	9	10	8	10	9	6	9	8.40 ± 0.40	14,286
39	3	6	5	8	8	5	7	7	6	4	5.90 ± 0.53	26,746
40	2	2	2	2	6	3	5	2	1	1	2.60 ± 0.52	60,080
41	8	9	8	9	10	6	9	8	8	7	8.20 ± 0.36	13,134
42	8	8	8	8	10	7	8	8	6	8	7.90 ± 0.31	11,942
mean	3.74 ± 0.37	4.95 ± 0.36	4.14 ± 0.36	6.29 ± 0.40	7.71 ± 0.32	5.45 ± 0.24	6.98 ± 0.24	6.31 ± 0.35	5.26 ± 0.25	4.98 ± 0.42		
coefficient of variability	64.118	47.162	56.295	40.777	26.802	28.240	22.188	35.834	30.622	54.500		
length of period of bud-opening in days	13	22	22	16	20	13	19	13	13	23		

TABLE 2. Coefficients of correlation between the bud-opening indices

[illegible]

Numbers 4, 8, 9, 12, and 13. Number 4, when crossed to a female with suitable markers proves to be a translocation of the left part of the X, from a point between scalloped and forked, to the whole IV; or, at least, the loci of eyeless and bent are linked with the left end of the X. Number 8, broken between miniature and garnet in the X, is a mutual translocation with the loci of eyeless and bent attached to the right fragment of the X. Number 9 is similarly a mutual with the break in the X between echinus and crossveinless (probably between ruby and crossveinless from a small test, and the salivary gland map, PAINTER 1934). These are designated as mutual although the original interpretation of an insertion given to MULLER's X-IV-1 is equally possible. PAINTER's salivary gland analyses indicate that they are simple mutual translocations. Number 12 is a complex double translocation involving the II-chromosome also. The locus of cut segregates with the second chromosome although none of the „all” (al dp b pr c px sp) loci in the II are involved, nor are any of the adjacent loci, carmine ocelliless, singed, in the X involved. The segregation of the cut locus with the II was proved by crossing Number 12 males heterozygous for Curly to y ec ct⁶ v g² f attached-X females: all of the F₁ non-Curly females were also non-cut hyperploids. The yellow and scute loci segregate with the scalloped and forked loci (also with carnation, test not given in the table) while the echinus (but not cut), vermilion, and garnet loci are linked with the loci of both eyeless and bent of the IV. The arrangement of genes in Number 12, with its implications, will be discussed in one of the following sections. Number 13 is broken between fused and carnation, and both hyperploid males and females and hypoploid females for the X R fragment are obtained. There is no genetic indication that this translocation is mutual.

The other cases of linkage segregate so that the loci of both eyeless and bent always go with the entire X. Number 10, which shows linkage between the IV-chromosome and the yellow (free) end of the X, must be either a simple translocation of both the eyeless and the bent loci of the IV to the X, or a mutual translocation with the break in the X-chromosome to the left of the yellow locus. In the other cases, Numbers 2, 3, 5, 6, 7, 11, and 14, the loci of eyeless and bent of the IV are completely linked with the X at the right end beyond bobbed. The linkage beyond bobbed is proved by the absence

of bobbed hypoploid females for any of the cases when mated to bobbed, although such hypoploids were obtained for Number 13. (For the cytological proof that these cases are „fusions” of the X and IV in the spindle fibre region, see the article on fusions, PAINTER and STONE 1935.)

In all translocations involving breakage along the X, the hyperploid female forms survived, as was found by DOBZHANSKY and SCHULTZ (DOBZHANSKY and SCHULTZ 1934). Table 5 gives some idea of their relative frequency and fertility. A detailed study of the hyperdiploid females is presented in another paper (PATTERSON, STONE, and BEDICHEK, in press). Hyperploid males survive with any of the following duplications: (1) 13 X R, (2) 4 X R (only a few), (3) 9 X L (one case), (4) the yellow, scute, and scalloped loci in a male having 4 X L plus 12 X R, and (5) those with the cut locus from Number 12. These last are normally fertile, but all the others prove to be sterile. No hypoploid males are viable, unless there be hypoploidy of the left tip of the X in Number 10, for this condition could not be detected with the genetic markers at hand.

Females were obtained hypoploid for 13 X R, cut locus from 12, and 4 X R. The absence of the cut locus has no appreciable effect on fertility, but the other two cases are barely fertile and then only if a Y is present. Those hypoploid for 4 X R probably do not survive without a Y. This is inferred from PAINTER's cytological examination of a large number of the ovaries of the females; all possessed a Y.

Crossing-over

The various crossover counts are given in Tables 1, 2 and 3. These counts are of males only, as hypo- or hyperploid forms might mask or confuse the counts in females. The numerous hyperploid males in Number 13 make the heterozygous counts difficult in the forked-carnation region with this translocation. The individual counts are given, with the last columns of the tables comparing the per cent of crossing-over with these translocations with the standard and control.

In heterozygous translocations involving a simple break, Numbers 4, 8, 9, and 13, there is a sharp decrease in crossover values near the break, and as the distance between the break and the region studied increases, the crossover value rises to normal, or even, in some cases,

exceeds the normal. In Number 12, no crossover has been obtained except in the free right end of the X. The crossover value here is even lower than in 4 X R, although the break in 12 is to the left of that in Number 4. This may be due to the fact that it is a deletion-translocation with the yellow and scute loci attached to the right end; the complex inversion pairing interferes also.

There is a slight reduction in crossing-over in the heterozygous 10 where practically the entire IV-chromosome is attached beyond the yellow locus. This is true also for „fusions” 3, 5, 6, 7, and 11. However, the „fusions” 2 and 14 interfere with crossing-over from the forked region to the spindle fibre and even to the left of forked. Although Number 3 shows no linkage with the III-chromosome, salivary gland preparations prove it to be a complex case in that a small portion of the right arm of the III-chromosome adjacent to the spindle fibre has become tied in, by its spindle fibre region, with the X and IV. This portion of the III is always in hyperploid condition and is even in tetraploid form in the homozygous cross. In a male which proved to be the result of spontaneous detachment between the X and IV, this piece of the III-chromosome was shown to be attached still to the X, from a salivary gland analysis of its progeny. This male fortunately arose in a stock marked with vermilion, forked, and carnation, so that it could not have been contamination. Its offspring gave random segregation with both eyeless and bent. This small fragment of the III does not involve any of the loci of „hes” (h th st p^p cu sr e^s). Detachments of the X and IV have occurred in a marked stock of Number 11 and in several crossing-over experiments with other translocations.

The only date on homozygous crossing-over in the left fragment of the X, now attached to the IV-chromosome, is from 4. Here the crossover value for all regions between scute and garnet is surprisingly low, even below that in the heterozygous condition. On the other hand, in both 4 X R and 8 X R, the crossover values are decidedly higher than corresponding standard or control values. The count for Number 12 X R is too small to be of any significance. The crossover value for B-car in Number 1 (the only count of this translocation included in this work) is equal to standard and not significantly lower than the control. (This was the first X-IV translocation found by the author and consequently was called Number 1.

It is known in the literature as X-IV-4. This explains why the other data involve only Numbers 2 through 14.) In both groups of „fusion” (2 and 14, and 3, 5, 6, 7 and 11) the homozygous crossover values are slightly below their corresponding heterozygous per cents.

The effect of mixed crossing-over, that is, between two translocations, is difficult to summarize. The results of such crosses are much more easy to see from an examination of Tables 1, 2, and 3 than from a long discussion. In each case the per cent of crossing-over in the various regions is lowered to approximately the same value as the lowest crossover-value in the component translocations heterozygous with normal.

Non-disjunction

No experiment primarily designed to study non-disjunction similar to DOBZHANSKY's (DOBZHANSKY 1933) has been performed. The non-disjunctional forms are shown in Table 5. Since these are aneuploids, their relative inviability masks the actual rate of non-disjunction, which must be higher than these numbers suggest. From a consideration of Table 2 in the paper dealing with X-hyperploids (PATTERSON, STONE, and BEDICHEK in press) in which it is shown that the viability of hyperploids varies anywhere from 192 per cent to 10 per cent of their non-hyperploid sisters, it is easy to see that the actual rate of non-disjunction must be very high in some cases.

These crosses do not afford sufficient evidence to prove a positive correlation for crossing-over between one fragment and the normal X with an increase in the frequency of non-disjunction of the other fragment (see Table 5). In the cross 9/Xpl ey \times Xpley ey, the counts were large enough and the inviability factor small enough to allow a comparison. Here the rates are 35% non-crossover in X R with the disjunction of X L and 41% crossover in X R with non-disjunction of X L.

DISCUSSION

In all of these cases the genetic data, as well as the cytological studies of PAINTER (PAINTER 1934, PAINTER and STONE 1935), show

that the reattachments in translocations have been at the broken ends. This has been found to be universally the case (see MULLER 1930, DOBZHANSKY 1929, 1931, 1932*a*, 1932*b*, 1933, GLASS 1933). Number 12 is of much interest in this respect. In Plate 1, figures 2, 3, and 4 are drawn from salivary gland preparations by MACKENSEN and show the chromosome rearrangements involved. The order of genes in 12 then is, by loci, *y sc* to *sd f* spindle fibre end of X, the major chromatic portion of the IV to *cm w br* to *g v oc* to spindle fibre end of IV. The cut locus is inserted in the II in the *al-dp* region of the left arm. The portion of the II exchanged for it, if it is a mutual exchange, has not been detected either genetically or cytologically. The explanation offered based on the method of exchange suggested by SEREBROWSKY (SEREBROWSKY 1929) is that a deletion occurred in the X between the loci of *sc* and *br* at the left and *g* and *sd* at the right, at the same time a mutual exchange took place between the deleted portion of the X near the cut locus and the IV. Further, the cut locus was deleted from the X and inserted in the II near the end of the left arm, either by mutual insertion or by a mutual translocation similar in effect to the one between the major deleted fragment of the X and the IV. This case is of further interest in that it is a non-mutual translocation in the sense that although parts of the X are carried by the spindle fibres of the II and IV, no parts of the II or IV are carried by the X spindle fibre.

The phenomenon of reduced crossing-over near the point of breakage in heterozygous crossing-over has been discussed at length by other workers, especially DOBZHANSKY 1933 and GLASS 1933. Crossing-over is reduced most near the point of breakage. It progressively increases, with distance from the break, to normal or even above normal amount. 9/X_{pl} and 13/X_{pl} illustrate this point. Crossing-over in X L moved to the fourth is proportionately more decreased than in X R retaining its own spindle fibre as may be seen especially in the crossover results of 8/X_{pl} where X L and X R are approximately the same length. Presumably this difference is due to moving X L nearer to a spindle fibre.

Homozygous crossing-over studies are of especial interest. Unfortunately, at the present time, studies in homozygous crossing-over in the left fragments are incomplete. The crossing-over in 4 X L is illuminating, for here the percentage of crossing-over in the homo-

zygous condition is below its corresponding heterozygous values. This result is similar to BEADLE's (1932) for his III-IV translocation. His conclusion that this reduction is due to spindle-fibre interference seems plausible. This is strengthened further by the amount of crossing-over found in the homozygous 4 X R and 8 X R. Here crossing-over is much higher than heterozygous standard and control values. If there is any effect of breakage in itself on crossing-over, its expression is masked by the rise in amount of crossing-over found, and, of course, there can be no counter-attraction interference here. There is no counterpart of 8 R and 4 R in BEADLE's case. Probably the increase in crossing-over in 4 R and 8 R is due to the lack of interference of adjacent regions. On this basis one should expect the increase in crossing-over in the homozygous condition to be proportionately more in regions closest to the break. This proves to be true, as the homozygous crossover data for 8 R and 4 R show.

In all crosses except those involving the homozygous condition or „fusion"/„fusion", the IV-chromosomes could not exert much attraction for each other without interfering with crossing-over between the X's. In one cross, 10 ec ct/3 v f car, the one IV-chromosome (in 10) is attached to the free end of the X, and the other (in 3) is fastened at the spindle-fibre end; yet here the crossover values for the various regions in the X are normal. Therefore the effect of counter-attraction between the IV-chromosomes is relatively insignificant. This conclusion is similar to the one reached by BEADLE (1933) from his study of crossing-over between a III-IV translocation and a normal in the haplo-IV condition (the free IV being absent). Haplo- and triplo-IV conditions resulting from these crosses have not been recorded so as to allow a discussion of them here. They occur especially frequently with Number 10.

Mixed crossing-over must be considered in reference to heterozygous and homozygous crossing-over of the component translocations. In translocations heterozygous with normal, there is always a decrease in crossing-over near the point of breakage. In several cases this decrease in crossing-over is accompanied by a rise above normal crossing-over in regions distant from the breakage point; e.g., 13/Xpl in the sc-ec region, 9/Xpl (and probably 10/Xpl) in the g-f region. This same relation of decrease in crossing-over accompanied by an increase in crossing-over seems to hold for the fusion

cases; e.g., 2/sc oc v f car. As has been stated, in homozygous translocations crossing-over in X R is sharply increased, whereas crossing-over in X L is decreased. Mixed crossing-over resembles heterozygous crossing-over in general. The crossover value of each region in mixed is about the same as the lowest crossover value of the component translocations heterozygous with normal. This relation can be seen in any of the mixed crossing-over data. Even in cases where the points of breakage are close together as in 8/4 and 13/4, the mixed crossing-over values are not similar to the homozygous crossing-over values of the component translocations, as might be expected, but follow the general rule as stated above. Also, in the case of mixed crossing-over, the phenomenon of increased crossing-over in regions distant from the points of breakage is evident in the g-f region of 9/10 ec ct v g f, sc-ec region of both 13/4 sc ec ct v g and 14/4 sc ec ct v g. Thus this work on X-IV translocations parallels the work of BEADLE (1933) on III-IV translocations. He concludes that „the interaction of two translocations with respect to crossing-over is such that, for any given region, crossing-over is approximately the same as for the single translocation giving the greatest reduction in the region concerned”.

The line of work undertaken in this study was first suggested by Professor H. J. MULLER and was carried out under the supervision of Professor J. T. PATTERSON, whose encouragement and criticism were helpful. I wish also to express my appreciation to Professor T. S. PAINTER and Mr. OTTO MACKENSEN for their cooperation in checking these cases cytologically.

SUMMARY

- 1) When these translocations are heterozygous with normal, the usual reduction of crossing-over is found near the break.
- 2) In the homozygous condition, the amount of crossing-over in those regions of the chromosome moved nearer to a spindle-fibre is reduced even below that of the corresponding regions in the heterozygous condition. The percentage of crossing-over in the regions on the other side of the break, unchanged in position with reference to a spindle-fibre, either is not appreciably changed, or is even higher than the control.

3) In mixed crossing-over, the crossover value of each region is about the same as the lowest crossover value of the component translocations heterozygous with normal.

4) All hyperdiploid combinations survive. Also, males hyperploid for various limited regions survive, although none are fertile except those involving only the cut locus. Females hypoploid for any section are viable whenever males hyperploid for that section live.

5) Non-disjunction is very frequent for the left fragment.

BIBLIOGRAPHY

- BEADLE, G. W., 1932. A possible influence of the spindle fibre on crossing-over in *Drosophila*. Proc. Nat. Acad. Sci. 18: 160—165.
- 1933. Studies of crossing-over in heterozygous translocations in *Drosophila melanogaster*. Z. f. ind. Abst. u. Vererb. 65: 111—128.
- BOLEN, H. R., 1931. A mutual translocation involving the fourth and the X-chromosomes of *Drosophila*. Am. Nat. 65: 417—422.
- D.I.S.: *Drosophila* Information Service, Number 1, March, 1934, and Number 2, August, 1934.
- DOBZHANSKY, TH., 1929. A homozygous translocation in *Drosophila melanogaster*. Proc. Nat. Acad. Sci. 15: 633—638.
- 1931. The decrease of crossing-over observed in translocations, and its probable explanation. Amer. Nat. 65: 214—232.
- 1932a. Studies in chromosome conjugation I. Translocations involving the second and Y-chromosomes of *Drosophila melanogaster*. Z. f. ind. Abst. u. Vererb. 60: 235—286.
- 1932b. Cytological map of the X-chromosomes of *Drosophila melanogaster*. B. Zentralblatt 52: 493—509.
- 1933. Studies in chromosome conjugation II. The relation between crossing-over and disjunction of chromosomes. Z. f. ind. Abst. u. Vererb. 64: 270—309.
- DOBZHANSKY, TH., and JACK SCHULTZ, 1934. The distribution of sex-factors in the X-chromosome of *Drosophila melanogaster*. Jour Genet. 28: 349—387.
- GLASS, H. B., 1933. A study of dominant mosaic eye-color mutants in *Drosophila melanogaster*. II. Tests involving crossing-over and non-disjunction. Jour. Genet. 28: 69—113.
- MULLER, H. J., 1930. *Oenothera*-like linkage of chromosomes in *Drosophila*. Genetics 22: 335—357.
- MULLER, H. J., and T. S. PAINTER, 1932. The differentiation of the sex chromosomes of *Drosophila* into genetically active and inert regions. Z. f. ind. Abst. u. Vererb. 62: 316—365.
- MULLER, H. J., and W. S. STONE, 1930. Analysis of several induced gene rearrangements involving the X-chromosome of *Drosophila*. Anat. Rec. 47: 393—394.
- PAINTER, T. S., 1934. The morphology of the X-chromosome in salivary glands of *Drosophila melanogaster* and a new type of chromosome map for this element. Genetics 19: 448—469.

- PAINTER, T. S., and WILSON STONE, 1935. Chromosome fusion and speciation in *Drosophilae*. Genetics, in press.
- PATTERSON, J. T., 1932. A new type of mottled-eyed *Drosophila* due to an unstable translocation. Genetics 17: 38—59.
- PATTERSON, J. T., WILSON STONE, and SARAH BEDICHEK, 1935. The genetics of X-hyperdiploid females. Genetics, in press.
- PATTERSON, J. T., WILSON STONE, SARAH BEDICHEK, and META SUCHE, 1934. The production of translocations in *Drosophila*. Amer. Nat. 68: 359—369.
- SEREBROWSKY, A. S., 1929. A general scheme for the origin of mutations. Amer. Nat. 63: 374—378.
- STERN, CURT, 1931. Zytologisch-genetische Untersuchungen als Beweise für die MORGANSche Theorie des Faktorenaustauschs. B. Zentralblatt 51: 547—587.

DESCRIPTION OF THE TABLES

In Tables 1, 2, and 3, female parents, whose composition is indicated, were mated to non-translocation males containing suitable recessive markers in their X- and IV-chromosomes. In heterozygous crossing-over the gene *eyeless* segregates from the point of breakage and thus marks it. Note that *rec* is an abbreviation for *recessive*. In Table 1, the regions indicated are those for the Xpl (*sc ec ct⁶ v g² f*) genes; e.g., 1 is the crossover region from *sc* to *ec*, 2, from *ec* to *ct*, and 1, 2 means a double crossover between *sc* and *ec* and between *ec* and *ct*. In the columns headed by the numbers corresponding to the various crossover regions are listed corresponding crossover classes with the class having the left-most gene in the left-hand column. Also, in heterozygous crossing-over at the point of breakage; the four possible classes of crossing-over showing the linkage of *eyeless* are given. In Tables 2 and 3 the genes involved are *sc oc v f car* and *y sc w^a m f car bb* respectively. In Table 3, *bb* is not counted due to its normal allelomorph in the Y-chromosome of the male, but it is included on account of the hyper- and hypoploid tests. Furthermore, *y* and *sc* act as one locus; therefore region 1 here is from *sc* to *w^a*. It is to be noted that undetectable double crossovers may occur in the long *w^a to m* region. There is no control crossover data for the crosses in Table 3 except for the *f-car* region which is listed in Table 2. In the extreme right of Tables 1, 2, and 3, the percentages of crossing-over for the various regions calculated from the detailed data are presented along with the control and standard crossover values. These standard crossing-over values are taken from the *Drosophila* Information Service No. 1. The translocations in Tables 1, 2, and 3 are arranged serially, as far as possible, beginning with the break farthestmost to the left and proceeding progressively to the right.

In Table 4, translocation males containing normal genes in their linked X- and IV-chromosomes were crossed to females having at-

tached X's marked by the recessives as shown. In cases 1 and 6, the males were heterozygous for *ey*; in case 2, for *bt*. The genes showing in the complementary hyperploid classes indicate the points of breakage of the various translocations.

In Table 5, crosses are given in which non-disjunction forms were counted. X L indicates the left hand fragment of the X-chromosome; X R, the right hand fragment; and X M, the middle portion. X L and C O X R means that the fly was hyperploid for X L and also a cross-over in the X R region. The columns at the extreme right of the table give the number of flies involved in these crosses and the amount of crossing-over that occurred in X L and X R for the normally disjoining chromosomes wherever this was obtained. These crossover data were included in order to compare the rate of non-disjunction with the rate of crossing-over.

DESCRIPTION OF PLATE XIV

Figure I is a copy of PAINTER's salivary gland map of the X-chromosome with the points of breakage of the translocations indicated. The crossover map of the X with loci of gene markers used is given above it. The detailed analyses and drawings are to be found in PAINTER's paper on the salivary gland map of the X-chromosome (PAINTER 1934). The details of Number 12 are shown here. Figures 2*a*, 3*a*, and 4*a* are camera lucida drawings from cytological preparations of the salivary glands of 12/ normal larvae. In figure 4*a*, the deleted portion of the X inserted in the IV is shown partially synapsed with the normal X. This shows the order of the genes. Figure 3*a* shows complete synapsis of the deleted portions of the X adjacent to the cut locus and shows this cut portion of the normal X unmatched. Figure 2 shows this locus inserted in the II. Figures 2*b*, 3*b*, and 4*b* are diagrams of their respective drawings to insure clarity.

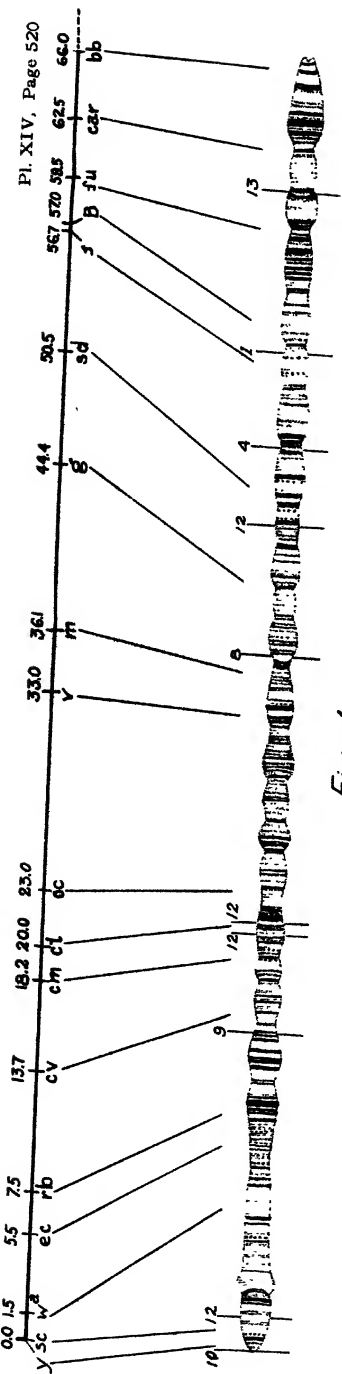


Fig. 1



Fig. 2A

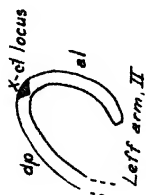


Fig. 2B

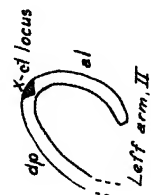


Fig. 3B



Fig. 3A

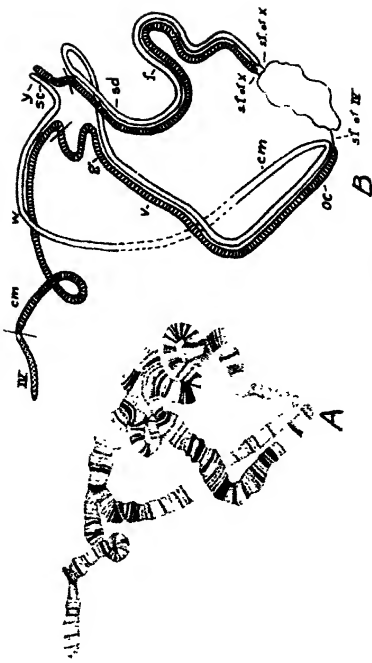


Fig. 4

NOTES ON GENIC SYMBOLIZATION

by

S. J. WELLENSIEK

Buitenzorg, Java

(Received for publication July 27th 1934)

It is to be hoped that the proposals of DE HAAN (2) have received the attention which they deserve, so that not much introductory need to be said about these proposals to arrive at an international agreement on the use of symbols for genes. The principle of the efforts of DE HAAN will be hailed by every open-minded geneticist. However, this does not imply that he will agree in every detail.

It is self evident that a worker considers the problems of symbolization from his own viewpoint, so that most of my comments on DE HAAN's proposals which are offered in the following, are based on the experience met with in my *Pisum* work (5). Lack of time has prevented me to write the present notes at an earlier date. In the meantime, SCHICK and STUBBE (4) have already commented upon DE HAAN's proposals from the viewpoint of the *Antirrhinum* work, so that I will also refer to SCHICK and STUBBE's paper.

For the sake of future reference my notes will be numbered, while page and lines of DE HAAN's paper (2) to which they refer, are indicated.

1. P. 14, lines 4, 5, 27, 28 and 29 and p. 16, lines 15, 18 and 19. — Since, to my mind, a $+$ symbol always suggests dominance, some other symbol, for instance a \times is preferable. Or, a $+$ symbol in case of dominance, a $-$ symbol in case of recessiveness might be used.

2. P. 14, line 20. — The shorter the symbol, the better. Therefore the use of 2 letters is better than 3.

3. P. 14, lines 21, 29, 30, 31; p. 15, lines 21, 22, 23. — I agree with

SCHICK and STUBBE (4, p. 428) that phenotypically identical basic genes should be considered as mimics. The use of numerical subscripts to distinguish different mimics is easier than the use of distinguishing letters. However, Arab figures are preferable to Roman, since Roman figures usually indicate chromosomes.

4. P. 14, lines 22 and 23. — Placing the letters of a symbol on one level without a bind may be confusing. For instance, whether $Aabb$ is a digenic symbolization for $Ab \times ab$ or a monogenic symbolization for $Aa \times bb$ or for $Ab \times ab$ will not be clear. Using a bind or placing distinguishing letters as subscripts both serve the same purpose. It is a matter of taste which to prefer.

5. P. 15, line 3. — The use of a small letter without a superscript in symbolizing one of the genes of a series of multiple allelomorphs suggests this gene to be all-recessive and this should be avoided. In this respect, I call attention to the $<$ sign in line 10 which, I suppose, should be $>$.

6. P. 15, line 16. — The possibility that 2 or more polymeric genes are located in the same chromosome, is not provided for. Moreover, an international agreement on this point seems of secondary importance.

7. P. 15, line 20. — The symbols IIIa and IIIb are incomplete and should be I_{IIIa} and I_{IIIb} .

8. P. 15, lines 24–26. — I agree with SCHICK and STUBBE (4, p. 429) that a special way of symbolizing mutable genes is not urgent.

9. P. 15, line 33. — The use of square brackets for indicating a group of linked genes is preferable, for instance $[B, F, M]$. If the number of the corresponding chromosome is to be indicated, this can be done by adding it as a subscript: $[B, F, M]_I$. Moreover, independent groups can be separated by a hyphen, for instance:

$[B, F, M]_I - [P, Pl]_{II}$. Cf. WELLENSIEK (5, p. 28).

10. P. 15, line 37. — Abbreviation of $AAAA$ to $3Aa$ is incorrect, since $3Aa = AAAaaa$. Although SCHICK and STUBBE's proposal (4, p. 429–430) to abbreviate $AAAA$ as A^3a is mathematically correct, it is confusing, since A^3 might indicate a symbol in itself. No abbreviation at all seems to be preferable.

11. P. 16, line 8. — Abbreviation of bb to b_2 of course is confusing, such as b^2 would be. However, abbreviation of bb to b in some cases is very easy and serves simplicity without leading to confusion. In the

summarizing tables of my *Pisum* crosses (cf. 5, p. 32) single symbols were used, indicating in case of the recessive symbol homozygosity, in case of the dominant symbol both homo- and heterozygous types together as one group. In these cases the symbols primarily stand for the characters (cf. p. 16, line 27 of DE HAAN's first paper).

12. P. 16, line 19. — Omitting the symbol for the standard type gene may easily lead to incorrectly printing the place of the other symbols and therefore is not recommendable. Moreover, an agreement to write in such formulae as discussed the female parent below, the male parent above the horizontal line, is advisable.

13. P. 16, line 25. — For didactic purposes, generally speaking: in lectures, the use of Greek letters is very convenient. For instance, instead of „big *A* small *a* big *B* small *b*” it sounds much better to hear „*A* alpha *B* beta”. In this respect I call the attention to the far too little known „MENDEL-Tabellen” of GILTAY (1).

14. One of the most important points, overlooked by DE HAAN, is fixing a well defined rule of priority. DE HAAN's second paper (3) illustrates the urgency of such a rule.

Finally, I fully agree with SCHICK and STUBBE (4, p. 430) about the desirability of restricting international rules to the main points of genic symbolization. In any case, agreement on the main points which leave no doubt, should precede the discussion on minor points.

Buitenzorg, Java, July 23, 1934.

LITERATURE CITED

- (1) GILTAY, E.: Mendel-Tabellen. Übersicht der Erklärung einiger Haupterscheinungen bei Hybriden nach Mendelschem Prinzip. Wageningen, Holland, R. C. Kniphorst, 1912, 8 pp.
- (2) HAAN, H. DE: The symbolization of hereditary factors. (*Genetica* **15**, 1932: 1—21).
- (3) HAAN, H. DE: Die Symbolisierung der Gene II. (*Genetica* **15**, 1933: 219—224).
- (4) SCHICK, R. und H. STUBBE: Die Gene von *Antirrhinum majus*. III. Zugleich ein Beitrag zur genetischen Nomenklatur. (*Zsch. ind. Abst. Vererb.* **L. 66**, 1934: 425—462).
- (5) WELLENSIEK, S. J.: Linkage-studies in *Pisum* III. (*Genetica* **12**, 1930: 1—32).

POLYPLOID INTER-SPECIFIC HYBRIDS IN THE GENUS FRAGARIA

by

N. FEDOROVA

(Received for publication September 10th 1934)

With 1 plate

The present investigation deals with inter-specific hybridisation in the genus *Fragaria* namely: 1. diploids \times hexaploids (*F. vesca* \times *F. elatior* EHRH.), and 2. octoploids \times hexaploids (*F. grandiflora* EHRH. \times *F. elatior*).

Though such crosses have been carried out quite frequently, the results obtained are not the same, and it requires in each separate case a special discussion.

MATERIAL AND METHODS

The initial forms were the following three species: *F. vesca* L ($2n = 14$), *F. elatior* EHRH. ($2n = 42$), and *F. grandiflora* EHRH. ($2n = 56$). The last species was represented by the variety *Lucida perfecta* (introduced in culture by GLOEDE, 1861) the most homogeneous of all varieties; morphologically it approaches *F. chiloensis* EHRH. Fixative of NAVASHIN (the strong one) was used for the cytological investigations. The preparations were stained with iron haematoxylin (HEIDENHEIN's ferro-haematoxylin.)

I. Diploids \times hexaploids

1. Literature data

The first experiments of crossing *F. vesca* with *F. elatior* are those

of MILLARDET (1894), which failed to succeed. MANGELSDORF and EAST (1927) obtained 600 seeds in crossing the same species. These seeds, however, gave rise only to 4 plants which perished after a fortnight. ICHIJIMA (1930) crossed diploids \times hexaploids and reversely, but obtained not a single hybrid, the progeny consisting only of plants of the maternal type. YARNELL (1931) effected numerous crosses on the same lines, and obtained 700 seeds; these seeds were of non-hybrid nature. They were mother like.

Finally LILIENFELD (1933) produced an exceptionally successful cross between diploids and hexaploids, the diploid species being *F. nipponica* MAX. From the pollination of female plants of *F. elatior* with pollen of *F. nipponica* a constant fertile F_1 hybrid and from which F_2 hybrids were obtained. The reverse cross *F. nipponica* \times *F. elatior* gave rise to one plant which proved to be sterile.

2. Description of the hybrids obtained

Preliminary data on diploid-hexaploid hybrids were published by us in 1932 (N. FEDOROVA 1932).

Hybridisation of *F. vesca* \times *F. elatior* was carried out in 1929. Pollination succeeded only when the mother plant was *F. vesca*. Only an inconsiderable number out of 5430 seeds germinated and the majority of seedlings perished on an early stage of development. Fifteen plants survived, eleven out of which proved to be of the maternal type, with a diploid number of chromosomes — evidently a result of parthenogenesis. Two plants were tetraploids ($2n = 28$), two other ones — pentaploids ($2n = 35$).

a. Pentaploids

Pentaploid plants evidently have arisen from the fusion of a diploid gamete of *F. vesca* with a haploid one of *F. elatior*. An analogous pentaploid was obtained by LILIENFELD from a cross of *F. nipponica* \times *F. elatior*. Morphologically the pentaploid hybrids were intermediate between both species. The plants were vigorous, flowering profusely. Though possessing two genome of *F. vesca* and one of *F. elatior* the characters of the latter species were strongly marked. However, the almost sessile leaflets, the character of dentation, and

some other features of the flower, distinctly show the influence of *F. vesca* (fig. 1 d and fig. 2 d).

According to the type of their flowers both plants belong to ♀ rather than to ♂. In one of them (6—78) stamens and pistils are better developed, in the other (11—78) less — both are equally selfsterile. Ripe pollen, examined under the microscope howed on'y about 2% of more or less normally developed grains the majority representing small empty cells stucked together in form of small groups. Pentaploids may be pollinated only with pollen of *F. elatior*, producing a considerable number of seeds. In this respect the

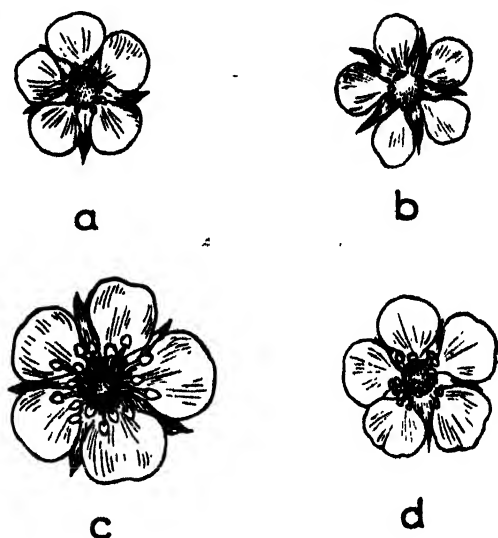


FIG. 1. Flower types of hybrids and parental species of the cross *F. vesca* × *F. elatior*: a — *F. vesca*, b — Tetraploid F₁ hybrid of the cross *F. vesca* × *F. elatior*; c — *F. elatior*; d — Pentaploid F₁ hybrid of the cross *F. vesca* × *F. elatior*. (Natural size).

two pentaploids show a different behaviour. In result of pollination of 337 flowers of plant 6—78, with pollen of *F. elatior* (1933), 98 seeds were obtained, while an analogous pollination of 254 flowers of 11—78 failed to produce seeds. It must be noted, that the latter plant, being in general sterile, develops a great number of parthenocarpic fruits, which is never observed in plant 6—78. An analogous phenomenon has been recorded for the male plants, in crosses between ♀ and ♂ within *F. elatior*, which produced parthenocarpic fruits. According to the flower type, they may be referred to morphological hermaphrodites. It is possible that the plant 11—78 is equally morphologically ♀, i.e. it shows a perfect flower in which only the stamens are functional.

b. Tetraploids

The tetraploid hybrids (N N 5 — 69, 15 — 84) are plants of an unusual type. True tetraploid hybrids in this cross must possess only one genome of *F. elatior* and one of *F. vesca*. It must be noted, that in all inter-specific crosses in which *F. elatior* takes part, the characters of the latter dominate (MANGELSDORF and EAST 1927, WALDO and DARROW 1928, CORRENS 1928, YARNELL 1931, LILIENFELD 1933). As has been mentioned above, the pentaploids in our cross, possessing one genome of *F. elatior* and 2 of *F. vesca*, show the characters of *F. elatior*. Consequently in tetraploids the characters of the latter species should be strongly marked. In reality, however, this is not observed. Differing somewhat from one another morphologically, the tetraploids are similar to *E. vesca*. By the type of their leaflets with sessile petioles, the type of venation, and their thin foliage (fig. 2 b), these plants recall *F. vesca*.

The type of the flower with markedly non-overlapping petals, is equally similar to that of *F. vesca* (fig. 1 b).

In their dimensions the tetraploids exceed *F. vesca*, only their flowers being somewhat smaller than in the latter species.

It must be noted that the only character distinguishing the tetraploids from *F. vesca*, and somewhat approaching them to *F. elatior*, is the stronger, slightly spreading pubescence of the scapes.

Both tetraploids are entirely sterile, the development of pistils and stamens being suppressed in their development (the flower is in general stunted in its development).

There is almost no pollen in the anthers, and the one present forms groups of shrunken cells. Pollination during two years with pollen of *F. vesca* and *F. elatior* led to almost no results, leaving aside seven doubtful (in quality) seeds obtained in 1933 from pollination of 89 flowers of the tetraploids with pollen of *F. elatior*.

3. Cytological investigation of parental forms and hybrids in the cross *F. vesca* × *F. elatior*

a. Meiosis in the original forms

Meiosis in *F. vesca* and *F. elatior* was investigated chiefly by

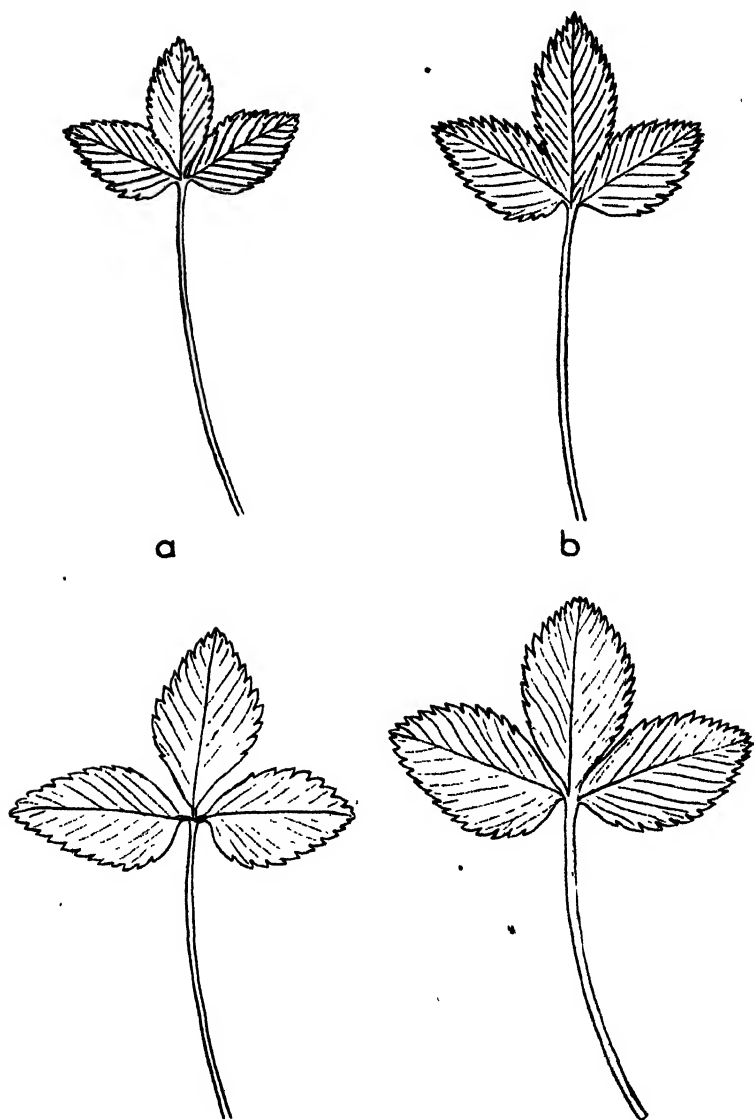


FIG. 2. Types of leaves of hybrids and parental species of the cross *F. vesca* \times *F. elatior*.

a — *F. vesca* L.; b — Tetraploid F_1 hybrid of the cross *F. vesca* \times *F. elatior*; c — *F. elatior*; d — Pentaploid F_1 hybrid of the cross *F. vesca* \times *F. elatior*. (3 times reduced).

ICHIJIMA (1930). He has established a series of irregularities such as „non-disjunction”, prematurely dividing chromosomes, doubling of the number of chromosomes, etc. The author has observed in the early metaphase of *F. elatior* two groups of chromosomes differing in shape. One group consisted of 14 dumbbell shaped chromosomes, the other of 7 spherical ones. This suggested to the author that *F. elatior* possesses 14 chromosomes of one parent, and 7 of the other.

• We have investigated meiosis in the P. M. C. of *F. vesca*. The character of this process in the variety investigated, on the whole recalls that described by ICHIJIMA for similar diploid species.

In the late metaphase or early anaphase of the first division not infrequently the moving of a bivalent chromosome to the pole was observed. This leads to the formation of pollen with a different chromosome number. In spite of the comparatively inconsiderable material investigated by us, we have met with one case of doubling of the number of chromosomes. Thus, in the anaphase of the second division there could be observed in one of the cells a large spindle containing 28 chromosomes — evidently in result of suppression of the first reduction division. Consequently the cells of dyads will have 14 chromosomes each. This mode of formation of diploid gametes has been first described by ROSENBERG (1917) in *Hieracium* and later by KARPECHENKO (1927) for the hybrids of *Raphanus sativus* L. \times *Brassica oleracea* L, and by ROSENBERG (1927) for *Hieracium*. This mode is evidently spread also in the genus *Fragaria*.

Meiosis in the P. M. C. of *F. elatior* proceeds on the whole regularly, showing only some slight deviations. In the first metaphase, the premature movement of one or two chromosomes to the poles, while the rest are still lagging in the equatorial plate, is frequently observed. Not less frequently there may be observed, in the late anaphase of the first division, a considerable lagging behind of a pair of chromosomes in their movement to the poles. The same phenomenon, though less frequently, takes place in the second division. KIHARA, H. (1930) having investigated the reduction division of E. M. C. and P. M. C. of *F. elatior* mentions that some irregularities in P. M. C. were observed by him as an exception. However, the particular behaviour of a pair of chromosomes in E. M. C. allows to identify it with a pair of sexual chromosomes, and thus to confirm the heterogamety of female sex in *F. elatior*.

*b. Meiosis in the plants produced from the cross *F. vesca* ($2n = 14$)
 \times *F. elatior* ($2n = 42$)*

Meiosis in pentaploid hybrids has not been investigated by us. In an analogous pentaploid of the first metaphase, LILIENFELD (1933) found 14 bivalents and 7 univalents. Meiosis in tetraploids was investigated during pollen formation in the plant 5—69. With reference to the preparations it may be said that they were of quite satisfactory quality -- no compression of protoplasm or chromatin could be observed.

In diakinesis most frequently 7 to 14 chromosomes are observed, though there may occur cells with a greater number of chromosomes. Frequently one observes groups consisting of two, three, or four chromosomes joined to one another. This shows that in the early prophase conjugation takes place not only in pairs, but also by three and four chromosomes. In diakinesis these chromosomes lie in close proximity to one another. Conjugating chromosomes are often alike in size and shape (evidently representing homologous chromosomes).

In fig. 3 representing diakinesis, a ring formed by three conjugating chromosomes is perceptible.

In the first metaphase (fig. 3 — a, b, c), the plates viewed from the pole usually consist of univalents, bivalents, trivalents and tetravalents, in dependence on the character of the preceding conjugation. The type of plates occurring most frequently is represented in fig. 3 b and c.

The number of chromosomes moving to the poles in the anaphase is not the same. Sometimes one chromosome moves to one pole, while the other three proceed to the opposite one. Thus, in the late anaphase one may observe at the poles univalents, bivalents and trivalents, as well as a smaller number of chromosomes at one pole, and a greater one at the other.

In the second metaphase one also meets with plates showing a different number of chromosomes, whereby there are observed most frequently 7—8 chromosomes of different size. However, there may occur plates showing a greater number of chromosomes.

In the second anaphase the chromosomes having divided equationally, move towards the poles. The forming daughter cells which



Fig. 3. Reduction division in the P.M.C. of the tetraploid F₁ hybrid of the cross *F. vesca* × *F. elatior* (Magn. 3.600 ×).

- a - Late diakinesis. On the top, three conjugating chromosomes forming a ring, are visible.
- b and c - I metaphase seen from the pole. In the plates univalents bivalents, trivalents and tetravalents are visible.
- d - I metaphase, side view. Regular spindle.
- e and f - I anaphase. Bi- and trivalent chromosomes are unseparately moving to the poles.
- g - II metaphase, side view. Regular spindle.
- h and i - II late anaphase.

are to become pollen grains, show a different number of chromosomes.

A characteristic feature of the meiosis of tetraploids, represented by us, is the complete conjugation of chromosomes. Conjugation takes place not only in pairs, but also by three and four chromosomes simultaneously, i.e. a formation of bivalent, trivalent and tetralent chromosomes.

It must be said, that in view of the limited material at our disposal, the description of the reduction division given above, is not sufficiently detailed. This part of the present work bears a preliminary character and requires further study.

II. Octoploids \times hexaploids

1. Literature data

The first attempt at crossing *F. grandiflora* \times *F. elatior* was equally made by MILLARDET (1894), however he did not succeed in obtaining true hybrids. In pollinating *F. virginiana* with the pollen of *F. elatior*, SOLMS-LAUBACH (1907) obtained a large number of F_1 hybrids consisting of ♂ and ♀ plants showing a marked dominance of *F. elatior*. The hybrids were entirely sterile. MANGELSDORF and EAST (1927), from crosses of the same species, obtained analogous results. In crossing *F. grandiflora* \times *F. elatior*, CORRENS (1926, 1928) obtained an exclusively male, equally sterile F_1 . Crosses of *F. virginiana* \times *F. elatior* (varieties Black Hautbois and Monstreuse Hautbois), carried out by WALDO and DARROW (1928) gave rise to a considerable F_1 generation similar to *F. elatior*. The authors mention, that among these generally sterile F_1 hybrids there were found eight fertile plants. No genetic-cytological analysis was made, however so that the data must be approached in a critical way. At the same time numerous crosses between octoploids and hexaploids were carried out by ICHIJIMA (1930) and YARNELL (1931), but did not lead to favourable results.

2. Description of the hybrids obtained

a. First generation

Hybridisation carried out in 1929 led to favourable results only

in one direction, when the mother plant was *F. grandiflora* (*Lucida perfecta*). The hybrid seeds obtained showed a high percent of germination. The first generation consisted of 45 plants, 34 out of which flowered during two years (1932, 1933), while 11 plants did not flower. Among these 45 plants there were three dwarfs. Morphologically F_1 was represented by strong, sturdy plants of an extremely homogeneous population, occupying an intermediate position between the parental forms.

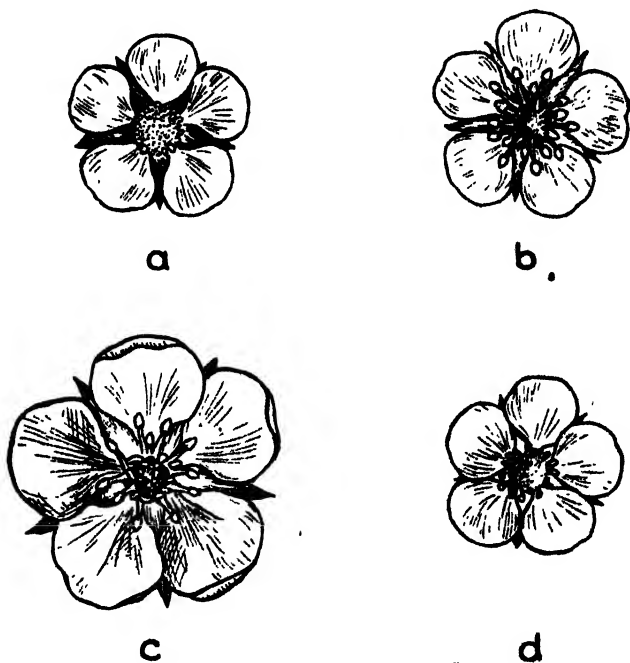


FIG. 4. Flower types of the hybrids and parental forms in the cross of *F. grandiflora* (*Lucida perfecta*) \times *F. elatior*.

- a. *F. grandiflora* (female flower)
- b. *F. elatior* (male flower)
- c. F_1 of *F. grandiflora* \times *F. elatior* (male flower)
- d. F_1 of *F. grandiflora* \times *F. elatior* (female flower). (Natural size).

By the height of the plants, abundant foliage, type of the leaflets, shape of the fruits with superficial seeds, they recalled *F. elatior*. However, the dark colour of the leathery leaves, red-coloured runners,

type of flower, and calyx of the fruit, were suggestive of *F. grandiflora* (*Lucida perfecta*). (fig. 4 and 5).

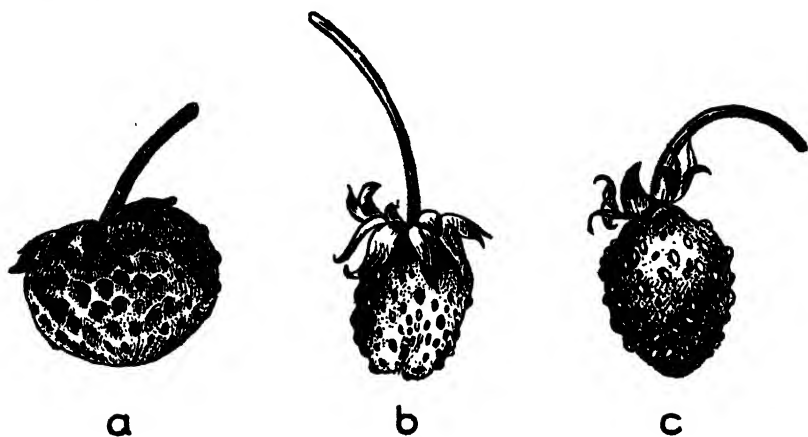


FIG 5 Types of the fruit in hybrids and parental species of the cross *F. grandiflora* \times *F. elatior*.

- a. Fruit of *F. grandiflora*
- b. Fruit of the F_1 hybrid of *F. grandiflora* \times *F. elatior*
- c. Fruit of *F. elatior*. (Natural size).

In F_1 , as ought to be expected in crosses of dioecious forms, segregation, according to the sex of plants, takes place. Eight out of the 34 F_1 hybrids are female plants, and 26 — hermaphroditic or male ones. The latter are difficult to distinguish from one another, the hybrids being sterile to a considerable degree. Moreover, all 26 plants have well developed stamens, slightly differing only in the degree of development of the ovary. Three plants, however, are indubitably hermaphroditic ones, producing fruits, when self-pollinated.

As has been mentioned already, the majority of F_1 hybrids is entirely sterile; only five plants have proved to be fertile. One plant, 21—29, out of the five fertile ones, produced a relatively greater number of seeds. The group of hermaphroditic or male plants, shows well developed stamens, and a great amount of pollen. The pollen grains vary greatly in size.

Plant 21—29 has 60—70% viable pollen grains. It is most highly fertile. One gets the impression that the sterility of the plants increases with the increase of the abortive pollen.

b) F_2 of *F. grandiflora* \times *F. elatior* and F_1 hybrids (*F. grandiflora* \times *F. elatior*) \times *F. elatior*

From self-pollination of the fertile F_1 hybrid of *F. grandiflora* \times *F. elatior* (21—29), there were obtained 25 plants of the second generation. At the present moment the F_2 hybrids are in the rosette stage, so that it would be premature to speak of their morphological resemblance or difference. It may be said, however, that in their outer habit they partly recall F_1 , with the exception of one plant resembling *F. elatior*. The seedlings are vigorous, development proceeds quite normally, with the exception of one dwarf plant which is near to perishing.

Reverse pollination of female F_1 plants, with pollen of *F. elatior*, gave rise to six plants more resembling *F. elatior* but exhibiting also characters of *F. grandiflora*.

3. Cytological observations

We have studied only the somatic chromosome numbers of the F_1 F_2 and back crosses. In F_1 plants the chromosome number was investigated in 2 samples — in fertile and sterile plants. They all possessed an equal number of somatic chromosomes — 49, i.e. equal to the sum of somatic numbers of both parents. KIHARA (1930) observed an analogous number of chromosomes in such hybrids.

According to the number of chromosomes, the F_2 plants form the following polyploid series: 42, 56, 63, 77, 84, 98. The number of chromosomes has been counted in 14 plants arranged in this arithmetical progression in the following way: 1 plant has $2n = 42$, 3 plants — $2n = 56$, 3 plants — $2n = 63$, 5 plants — $2n = 77$, 1 plant — $2n = 84$ and finally 2 plants with 98 somatic chromosomes, i.e. amphidiploids.

In back crosses the number of chromosomes has been established only in two plants, one of which showed $2n = 56$, the other $2n = 91$.

Fig. 6 shows drawings of the somatic plates of all above mentioned hybrids.

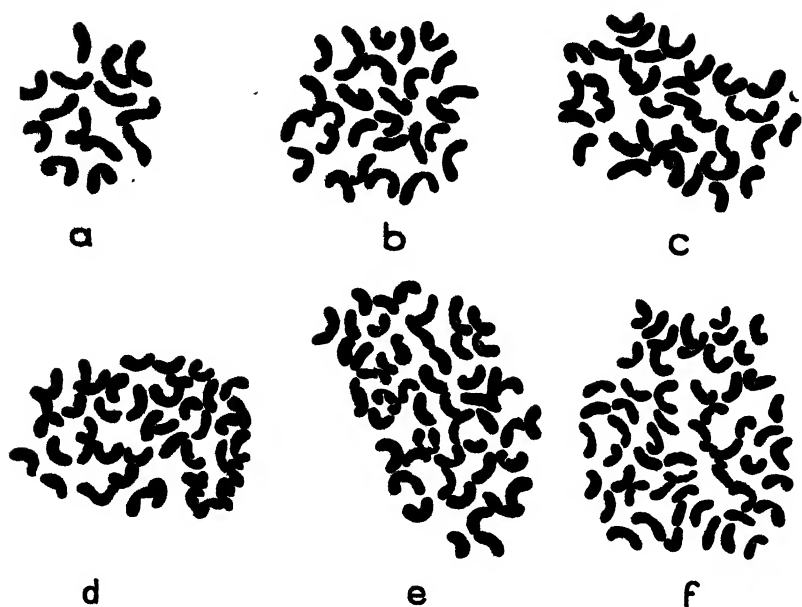


FIG. 6. Somatic plates in the root meristem of three *Fragaria* species and of the hybrids between them. (The drawings were made with the aid of a Abbe's apparatus with oil immersion 1/12" and a compensation ocular R 20 Zeiss.... Magn. 3.600 \times).

- a. *F. vesca* $2n = 14$
- b. plant produced from the cross *F. vesca* \times *F. elatior* $2n = 28$
- c. F_1 hybrid of *F. vesca* \times *F. elatior* $2n = 35$
- d. *F. elatior* $2n = 42$
- e. F_1 hybrid of *F. grandiflora* \times *F. elatior* $2n = 49$
- f. *F. grandiflora* $2n = 56$

4. Discussion of data

a. Diploids \times hexaploids

The first generation obtained from a cross of *F. vesca* \times *F. elatior* consisted of two tetraploids and two pentaploids.

The tetraploids might have originated in a natural way from fusion of a 7-chromosomes gamete of *F. vesca* with a 21-chromosomes one of *F. elatior*. However, the outer morphological habit of the plants, as well as the behaviour of chromosomes in meiosis, raise doubt as to the origin of the tetraploids in the above mentioned way. Indeed,

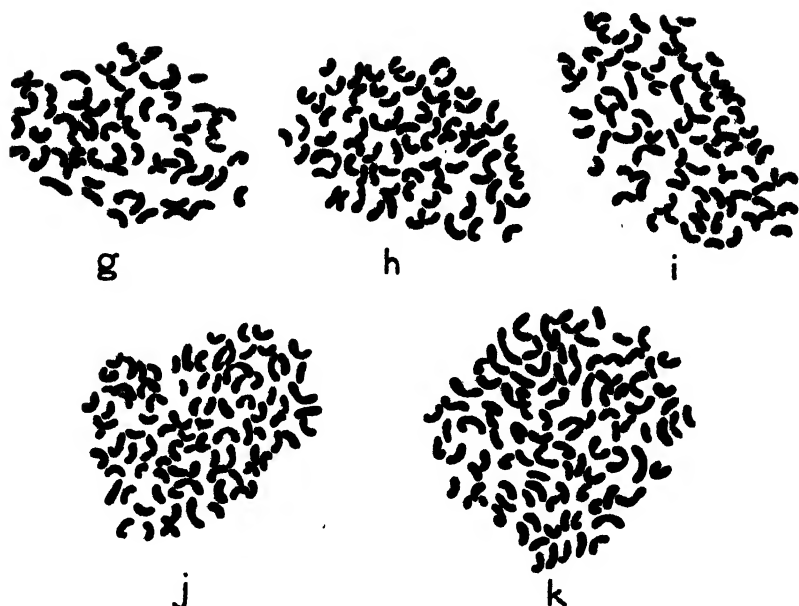


FIG. 6.

- g. F_2 hybrid of *F. grandiflora* \times *F. elatior* $2n = 63$
 h. F_2 hybrid of *F. grandiflora* \times *F. elatior* $2n = 77$
 i. F_2 hybrid of *F. grandiflora* \times *F. elatior* $2n = 84$
 j. Back cross hybrid of (*F. grandiflora* \times *F. elatior*) \times *F. elatior* $2n = 91$
 k. F_2 hybrid of *F. grandiflora* \times *F. elatior* $2n = 98$.

while the characters of *F. elatior* are dominant only in all crosses with diploids, but also in crosses with octoploids, they do not manifest themselves in our tetraploids. As may be seen from description and figures, the tetraploids are most alike to *F. vesca*.

On the other hand, the whole picture of the reduction division testifies to the existence of tetraploids of two different chromosome sets — one from *F. vesca*, and the other from *F. elatior*.

The formation of tetravalent chromosomes suggests a homology among the four chromosome sets, each consisting of 7 chromosomes.

Thus the comparison of genetical and cytological data (taking into consideration the corrections introduced with regard to cytological data) leads us to emit the supposition that the tetraploids are not true hybrids. In this case the most possible way of their origin will be parthenogenetic development of the embryo from a diploid

ovule (such ones frequently occur in F_1 , with subsequent somatic doubling of the chromosome number. From this point of view the behaviour of our tetraploids, both in regard to morphology, as well as cytology, becomes perfectly comprehensible. There arises the question how to explain the complete sterility of the tetraploids obtained? Abnormal reduction division with not only bivalent, but also trivalent and tetravalent chromosomes, owing to which pollen and ovules receive different unbalanced chromosome sets, evidently causes abortiveness of the pollen. It must be said in general that autopolyploidy, in contradistinction to allopolyploidy, reduces the fertility of plants. Tetraploids with diminished fertility are known in *Solanum lycopersicum* (LESLEY 1930) and *Primula* (DARLINGTON 1931). Recently D. KOSTOFF (1934) has obtained an almost entirely sterile autotetraploid tomato.

The pentaploid hybrids in this cross are undoubtedly hybrids. The absence of data obtained in studying the reduction division does not allow to dwell in detail on the origin of these pentaploids. A comparison of data as to the possibility of crossing *F. elatior* with diploid species affords some hints regarding the phylogeny of *F. elatior*. Numerous crosses of *F. elatior* \times *F. vesca*, carried out by MANGELSDORF and EAST (1927), YARNELL (1931), ICHIJIMA (1930) failed to give any results. Our data on crossing of the above mentioned species are almost analogous.

On the other hand, the data of LILIENFELD having obtained fertile hybrids from a cross of *F. nipponica* \times *F. elatior*, throw a quite different light on this question. There is no doubt that *F. nipponica* is phylogenetically near to *F. elatior*. At the present time there exist data pointing out the possibility of phylogenetical relation between *F. elatior* and eastern species. In the Asiatic region (East Siberia, East and Central Asia) there occurs a species morphologically similar to *F. elatior*, but singled out as an independent species — *F. orientalis* LOS. (LOSINO-LOSINSKAJA 1926). LOSINO-LOSINSKAJA holds that the oldest species of the Asiatic region are: „*F. orientalis* L., occupying the northern part of the common area, and being morphologically analogous to *F. elatior* EHRH.; *F. nilgerrensis* SCHLTD. in the southernmost part of the area; *F. nipponica* MAK. replacing here *F. vesca* L., in the eastern borderland of the region....". At the present time the investigation of PETROV (PETROV 1934) has shown

that *F. orientalis* (of the Far East) possesses 28 somatic chromosomes, and is the first tetraploid in the genus *Fragaria*, found under natural conditions. Our own data on the hybridisation of *F. orientalis* (of Yakutia) with *F. elatior*, direct and reciprocal, show that these species are readily crossed, giving rise to perfectly vital hybrids (the hybrids will flower in the summer of 1934). The morphological similarity and crossability of *F. elatior* with *F. orientalis* is an evidence of its phylogenetical relation with *F. orientalis* as well as (as already mentioned above) with another eastern species — *F. nipponica*. This leads to the conclusion that *F. nipponica* (or its allied species), *F. orientalis* and *F. elatior* are phylogenetically connected with one another, while the phylogenetical relation of *F. vesca* with the above mentioned species is more distant.

b. Octoploids × hexaploids

The absence of data on the reduction division in the F_1 hybrids of *F. grandiflora* × *F. elatior*, does not admit of establishing the peculiarities of this process in result of which mass appearance of polyploid gametes takes place. The abnormal course of meiosis in F_1 hybrids, with partial (for whole chromosome sets) or complete suppression of the reduction division evidently leads to formation of sexual cells (of P. M. C., as well as of E. M. C.) with tetraploid, pentaploid, hexaploid and heptaploid chromosome numbers (with various intermediate variations), in result giving rise to a whole series of polyploid forms.

An analogous explanation may be given for two hybrids investigated, from a back cross of F_1 (*F. grandiflora* × *F. elatior*). It must be noted, that the plant with $2n = 91$ has evidently arisen from the fusion of a somatic 42-chromosomes gamete of *F. elatior* and a somatic 49-chromosomes gamete of the F_1 hybrid. The possibility of formation of polyploid forms by way of doubling of the chromosome number in the sexual cells of hybrids, has been demonstrated many a time, by different authors on a series of plants. Polyploids once and again have been observed in the genus *Fragaria* (YARNELL 1931; ICHIJIMA 1930, LILIENFELD 1933).

It must be noted, however, that the appearance in the progeny of one hybrid plant, of a great number of various polyploids which

may be arranged in a regular arithmetical progression, not only has been recorded for the first time for the genus *Fragaria*, but is in general extremely rare.

CONCLUSION

In conclusion we think it necessary to lay stress on the great faculty to form diploid gametes, and in result polyploid forms shown by all *Fragaria* species, as has been noted by the majority of investigators having worked with these plants.

In result of our investigations of diploid-hexaploid and octoploid-hexaploid hybrids, we have found 16 cases of doubling of the chromosome number in sexual cells of hybrids, and 5 cases of doubling in pure species. A cytological analysis of all F_2 hybrids at our disposal (the number of chromosomes has been counted in 14 plants out of 25), as well as of back crosses (the number of chromosomes has been counted in 2 plants out of 6), will doubtless considerably increase this number. The differences in the chromosome sets (7 chromosomes being a whole set) of the species used in crossing, evidently, greatly promotes the above mentioned phenomenon.

Starting from experimental data, there may be two ways of explaining the origin of the polyploid series of *Fragaria*, with 14, 28, 42, 56 somatic chromosomes, found under natural conditions. The first way is that of hybridisation, as a source of origin of polyploid species, (with different chromosome sets) with subsequent doubling of the chromosome number, giving rise to allopolyploids. In regards to the second way, cross pollination is but an external stimulating influence, similar to a series of other factors disturbing the normal course of reduction division, and giving rise to autopolyploids (analogous to the origin of our tetraploid). It is evident, that high polyploid species of the strawberry have originated in the first way.

SUMMARY

1. From crosses of *F. vesca* L. ($2n = 14$) \times *F. elatior* EHRH. ($2n = 42$), there were obtained two pentaploid ($2n = 35$) and two tetraploid ($2n = 28$) hybrids. In pentaploids predominate the characters of *F. elatior*, while the tetraploids, on the contrary, are almost

similar to *F. vesca*. Both categories of hybrids are entirely sterile, though the pentaploids set seed when pollinated with pollen of *F. elatior*.

2. The meiosis in tetraploid plants from a cross of *F. vesca* \times *F. elatior* has been cytologically investigated. A peculiarity of this meiosis is complete conjugation of the chromosomes of four sets of the tetraploids. The phenomenon observed indicates the homology of all four chromosome sets making up the tetraploids.
3. The comparison of genetic and cytological data concerning the above mentioned tetraploids, admits of the supposition that they are not true hybrids, though of parthenogenetic origin, the embryo having developed from a diploid ovule, with subsequent somatic doubling of the number of chromosomes.
4. By way of hybridisation of *F. grandiflora* EHRH. ($2n = 56$) \times *F. elatior* ($2n = 42$), F_1 hybrids were obtained, with a number of chromosomes $2n = 49$. These hybrids which proved partly fertile, gave rise to an F_2 generation.
5. Counting of the somatic number of chromosomes in the F_2 hybrids from *F. grandiflora* ($n = 28$) \times *F. elatior* ($n = 21$) has shown that the hybrids are characterized by a different chromosome number, forming the following polyploid series ($2n$): 42, 56, 63, 77, 84, 98.
6. Back crossing of F_1 (*F. grandiflora* \times *F. elatior*) \times *F. elatior*, gave rise to six plants. Counting of the number of chromosomes in two of them has shown that one of them possesses $2n = 91$, the other $2n = 56$.

In conclusion the author expresses her gratitude to Prof. M. A. ROSANOVA under whose guidance the present work was carried out, as well as to Prof. D. KOSTOFF for his valuable methodical advice.

LITERATURE CITED

1. CORRENS, C. 1925. — Ueber Fragen der Geschlechtsbestimmung bei höheren Pflanzen. Ber. über die fünfte Jahresversammlung.
2. FEDOROVA, N. 1932. — Hybridization of *Fragaria vesca* L. with *Fragaria elatior* EHR. Bull. of the Laboratory of genetics. Edition of the Academy of Sciences. U.R.S.S.
3. ICHIJIMA, K. 1926. — Cytological and genetic studies on *Fragaria*. Genetics 11: 590—604.

4. KIHARA 1926. — Ueber die Chromosomenverhältnisse bei *Fragaria elatior*. Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererb. 41.
5. LILIENFELD, F. 1933. — Karyologische und genetische Studien an *Fragaria* L. Ein tetraploider fertiler Bastard zwischen *F. nipponica* ($n = 7$) und *F. elatior* ($n = 21$). Japan. Journ. Bot. V. 6. No. 3: 425—458.
6. LOSINO-LOSINSKAYA, A. 1926. — Revision. Critique du genre *Fragaria*. Bullétin du Jardin Botanique principal de l'U.R.S.S. v. XXV: 11—42.
7. MANGELSDORF, A. and E. EAST, 1927. — Studies on the genetics of *Fragaria*. Genetics 12: 307—339.
8. MILLARDET, M. 1894. — Note sur l'hybridation sans croisement de fausse hybridation. Mem. Soc. Sci. Phys. et Nat. Bordeaux (4) 4: 347—372.
9. PETROFF, 1934. — Travaux de l'Institut de Mitchourin.
10. SOLMS-LAUBACH, H. 1907. — Ueber unsere Erdbeeren und ihre Geschichte. Bot. Zeit. 15: 45—76.
11. WALDO, G. and G. DARROW, 1928. — Hybrids of the Hautbois strawberry. Fertile hybrids between *Fragaria moschata* and *Fragaria virginiana*. Journ. Hered. 19: 509—510.
12. YARNELL, S. 1931. — A study of certain polyploid and aneuploid forms in *Fragaria*. Genetics 16: 455—487.

REGISTER

- Acrididae* 44.
Aegilops 43, 465.
Aegilops cylindrica 465.
Aegilotriticum 465.
 AKERMAN, Å. 190, 260.
Albinismus circumscriptus (SANDERS) 435-439.
 ALEXANDER, J. 448, 465.
 ALLARD, H. A. 122, 125, 135, 136, 140, 143.
Allium 44, 449, 457.
Allium nutans 456.
 ALMA 396.
Aloe 44.
 Anomalies, in men (SANDERS) 365-368; in rabbits (PICTET a. FERRERO) 77-110.
Anagallis 39.
 D'ANGREMOND 112.
Anthurium 27, 43.
Antirrhinum 114, 137, 138, 144, 521.
Antirrhinum majus 143, 144, 523.
 APERT 442.
 ARIZ, W. H. 121, 135, 143.
 D'ARMERO, L. 153, 175.
Ascobolus 319.
Ascobolus magnificus 320.
Ascomycetes 318.
 ASSEJFV, T. 162, 163, 164, 165, 166, 172, 175.
 AUERBACH 381.
Avena 134.
 BABCOCK, E. B. 31, 35, 42, 43.
 BAILLON 39, 42.
 BARNÉOUD, F. M. 3, 11, 25, 42.
 BARREDA, C. A. 175.
 BARTOSCH, J. 156, 159, 175.
Basidiomycetes 389.
 BATESON, W. 403, 433.
 BAUR, E. 137, 138, 143, 314.
 BEADLE, G. W. 513, 514, 516.
 BEDICHEK, S. 509, 511, 517.
 BEINHARDT, E. G. 143.
 BELAR, K. 448, 457, 465.
 BELLING, J. 30, 42, 448, 465.
 BENTHAM 39.
 BERNHARD 366.
 BERNSTEIN 440, 441, 442, 443, 444.
Betula 390, 396.
 BIEMOND, A. 365, 366.
 BLACK, W. 156, 158, 159, 162, 163, 164, 165, 169, 175.
 BLACKBURN, K. B. 42.
 BLAKESLEE, A. F. 30, 42.
 BLEIER, H. 460, 465.
 BLOCH, I. 401, 433.
 BOAS, F. 58, 60, 62.
 BOLEN, H. R. 506, 516.
 BONNIER, G. 17.
 BOS, H. 502, 503.
 BOSE, S. R. 389.
Bougieria 1, 38.
 BRIDGES, C. B. 30, 42, 448, 465.
 BRODIE, H. J. 389.
 BRUIN, H. 42.
 BRUYN, H. L. G. DE 495-505.
 Bud-opening of *Fagus* (WEL-LENSIEK a. DE BRUYN) 495-505.
 BUKASSOV, S. 164, 171, 172, 175.
 BUSCH, A. 175.
Callitrichaceae 43.
Campanulaceae 39, 40.
 CANDOLLE, DE 4, 42.
Candolleaceae 39.
 CANE, M. H. 436, 438, 439, 439.
 CANNON, H. G. 461, 465.
Carex 21.
 CASTLE, W. E. 87, 98, 108, 109.
 LATCHESIDE, D. G. 460, 465.
 CHAMBERS 448.
 CHILD, C. M. 345, 346.
Chorthippus lineatus 465.
 CHRISTIE 342.
 Chromosomes, morphology (McCULLAGH) 1-44; movements of (KOLLER). 447-466.
 CLAUSEN, J. 28, 42.
 COCKAYNE, L. 31, 43.
 COKER, W. C. 396, 397.
 Colours a. pod characters, *Phaseolus* (PRAKKEN) 178-293.
 COOLHAAS, C. 112, 116, 143.
Coprinus fimetarius 395.
 CORRENS, C. 306, 314, 527, 531, 540.
Crepis 31, 35, 42, 43, 44, 449.
Crepis aurea 449.
Crepis reuteriana 30.
Crepis rubra 449, 450.
Crepis virens 44.
 CREW, F. A. E. 451, 464, 465.
Crocus 43.
Crocus aureus 22.
Crocus biflorus 456.
Crocus Hueffelianus 22.
Crocus zonatus 22.
Cruciferae 28, 43.
Cucumis Melo 7.
Cucumis sativus 7.
 CUENOT, L. 110.
 CURRENCE, T. M. 231, 232, 245, 259.
 CURTIUS 440.
Cyperaceae 43.
Cyrtanthus 44.
 DAHLBERG 360, 364, 383, 385, 386, 440.
 DARLINGTON, C. D. 21, 22, 42, 453, 462, 463, 464, 465, 537.
 DARROW, G. 527, 531, 541.
Dasyurus 465.
Dasyurus maculatus 452.
Datura 14, 30, 42.
Datura stramonium 30.
 DECAISNE 4, 7, 8, 12, 14, 17, 18, 19, 21, 26, 41, 42.
 DELAUNAY, L. N. 2, 3, 6, 7, 28, 35, 42.
 DENAIFFE 213, 259.
Diptera 452.
Disporum 22, 43.
 DOBZHANSKY, TH. 453, 465, 509, 511, 512, 516.
 DODGE, B. O. 315, 316, 320.

- DÖLL 39.
Drosophila 30, 44, 112.
Drosophila melanogaster 30, 42, 476-494, 506-520.
Drosophila pseudo-obscura 451, 452, 453, 454, 457, 458, 465.
EAST, E. M. 135, 143, 525, 531, 537, 541.
EICHLER 39.
EKSTAND, H. 2, 29, 43.
EMERSON, R. A. 199, 218, 221, 222, 224, 225, 226, 227, 228, 230, 245, 259.
ENGLER 4, 8, 17, 18, 19, 20, 39, 41, 43.
ERITH, A. G. 307, 314.
Factors, (man) 366; (*Drosophila*) 476-494; (mus) 321-359; (rabbits) 77-110; (*Pharbitis*) 467-475; (*Phaseolus*) 178-293; (*Solanum*) 153-176; symbolization of 521-523.
Fagus 495-505.
FALKOWSKA 307.
Family research (SANDERS) 365-368, 369-381.
FARNHAM, A. 30, 42.
FEDOROVA, N. 524-541.
FERRERO, A. 77-110.
FERRY, L. 476, 493.
FISHER, R. A. 487, 493.
Form a. weight of beans (FRETS a. WANROOY) 45-76, 297-302.
FORTUYN, A. B. DROOG-LEEVER 321-359.
Fragaria 524-541.
Fragaria chiloensis 524.
Fragaria elatior 524, 525, 526, 527, 529, 531, 532, 533, 534, 535, 536, 537, 538, 541.
Fragaria elatior × *F. vesca* 537.
Fragaria grandiflora 524, 532, 533, 534, 535.
Fragaria grandiflora × *F. elatior* 524, 531, 532, 533, 534, 535, 536, 538, 540.
(*Fragaria grandiflora* × *F. elatior*) × *F. elatior* 534, 536, 540.
Fragaria grandiflora var. *Lucida perfecta* 524, 532, 533.
Fragaria grandiflora (*Lucida perfecta*) × *F. elatior* 532.
Fragaria moschata × *F. virginiana* 541.
Fragaria nilgorensis 537.
Fragaria nipponica 525, 537, 538, 541.
Fragaria nipponica × *F. elatior* 525, 537.
Fragaria orientalis 537, 538.
Fragaria orientalis × *F. elatior* 538.
Fragaria vesca 524, 525, 526, 527, 529, 535, 536, 537, 540.
Fragaria vesca × *F. elatior* 524, 525, 526, 527, 528, 530, 535, 539, 540.
Fragaria virginiana 531.
Fragaria virginiana × *F. elatior* 531.
FRASSETTO, F. 438, 439, 439.
Frequency of Characters, (WEINBERG) 360-364.
FRETS, G. P. 45-76, 297-314.
FREUD, S. 433.
FREUDENBERG 381.
FRUWIRTH, C. 213, 259.
FUCHS 175.
GAISER, L. 27, 43.
GALTON, F. 46, 62.
Gastrea 44.
GATLS, R. R. 30, 43.
GATTS, W. H. 110, 347.
Gene mutations (*Drosophila*) 476; (*Nicotiana*) 120.
Genes, see factors.
Geographic distribution (*Plantago*) 25, 35.
GILTAY, E. 495, 503, 523.
GLASS, H. B. 512, 516.
GLOEDE 524.
GOLDSCHMIDT, R. 403, 433, 476, 477, 489, 490, 493.
Goodeniaceae 39.
GOODSPEED, T. H. 121, 143.
GORTER 435.
GROSSMANN, E. F. 476, 478, 479, 493.
Gryllidae 44.
GUYENOT 99.
GWYNNE-VAUGHAN, H. C. L. 319, 320.
HAAN, H. DE 259, 521, 523.
HAGIWARA, T. 467, 475.
HARLAND, S. C. 342, 343, 347.
HARMAN, N. B. 436, 438, 439, 439.
HARRISON, J. W. H. 40, 42.
HASEGAWA, N. 22, 43.
HAVELOCK ELLIS 434.
Haworthia 44.
HAYES, H. K. 135, 143.
Heat-treatment (JOLLOS) 476-494.
HEILBORN, O. 21, 22, 43.
HEILBRUNN, L. V. 450, 465.
HEITZ, E. 2, 11, 28, 32, 34, 43.
Hemiptera 452.
HERTWIG, P. 119, 143.
Hieracium 529.
HIRSCHFELD, M. 401, 403, 404, 405, 406, 407, 408, 433, 434.
HOLLINGSHEAD, L. 35, 43.
HOLZAPPLE 366.
HONING 45, 46, 135.
HOOKER 39.
Hordeum 134.
HUBER 390, 396.
HURST, C. A. 43.
HUTH, W. 448, 465.
Hyacinthus 449.
Hybridization (*Fragaria*) 524-541; (*Mus*) 321-359; (*Phaseolus*) 297-320; (*Solanum*) 153-176.
Ichijima, K. 525, 529, 531, 537, 538, 540.
IHNE 501.
IKENO 9, 43.
IMAI, Y. 260, 467-475.
IVES, P. T. 476, 478, 479, 480, 482, 483, 485, 487, 488, 490, 492, 493, 494.
JAKOB, M. 396.
JAKETZKY, R. 28, 35, 43.
Jasione 39.
JENSEN 112.
JOHANNSEN, W. 45, 46, 47, 48, 50, 58, 59, 60, 62, 185, 190, 215, 216, 259, 305, 314, 497, 503.
JOLLOS, V. 476-494.
JONES, D. F. 122, 125, 135, 143.
JOOSTEN, J. H. L. 231, 232, 235, 238, 252, 259.
JORGENSEN, C. A. 43.
JOSSELAND, M. 396.
KAGAWA, F. 22, 43.
KAJANUS, B. 259.
KANNA, B. 467-475.
KARPECHENKO 529.
KARRER 160.
KIYARA, H. 28, 460, 465, 529, 534, 541.
KLAPP, E. 154, 155, 165, 168, 176.
KLEBS 135.
KLEIN, G. 176.
KNIEP 395.
KOERNICKE 261.
KOLLER, P. CH. 447-466.
KOOIJMAN, H. N. 180, 181, 192, 193, 198, 201, 211,

- 213, 214, 215, 216, 217, 218, 222, 224, 225, 227, 244, 245, 255, 259, 261, 262, 314.
 KÖRPERICH 460.
 KOSTOFF, D. 537, 540.
 KRAFFT-EBING, R. v. 401, 404, 434.
 KRISTOFFERSON, K. B. 217, 259, 260.
 KUWADA, Y. 28, 43, 461, 465.
Labiateae 39, 40.
Lachnea scutellata 319.
 LA COUR, L. 3, 42.
 LAIBACH, F. 308, 314.
 LAMPRECHT, H. 179, 180, 181, 185, 190, 198, 199, 200, 202, 203, 204, 205, 206, 207, 208, 209, 210, 215, 217, 218, 222, 224, 225, 227, 245, 246, 252, 254, 255, 256, 260.
 LANGE, J. 431, 432, 434.
 LANGLET 3.
 LARSEN 46.
 LAWRENCE, W. J. C. 453, 466.
 LEHMANN, E. 30, 43.
 LENZ 364.
Lenzites betulina 389-400.
 LESLFY 537.
 LEVING 46.
 LEWITSKY, G. A. 2, 7, 11, 32, 34, 43.
 LILIENFELD, F. 525, 527, 530, 537, 538, 541.
Lilium 448.
 LILLIE, R. S. 461, 466.
 LIN, T. H. 346.
 LINDEGREN, C. C. 315-320.
 LINDLEY, J. 39, 43.
 Linkage (*Drosophila*) 506-520; (*Pharbitis*) 467-475.
Linum 308.
Littorella 1, 38.
Lucustidae 44.
 LUDFVIKS, J. A. 112, 118, 121, 122, 125, 135, 136, 143.
 LOSINO-LOSINSKAJA, A. 537, 541.
 LOTSY, J. P. 31, 43.
 LUFORD, R. J. 451, 466.
 LUNDBERG, J. F. 190, 260.
 LUNDEN, A. P. 162, 163, 164, 165, 166, 176.
 McCULLAGH, D. M. 1-44.
 MACKENSEN, O. 512, 514.
 MANGELSDORF, A. 525, 527, 531, 537, 541.
 MANTON, I. 28, 43.
 MARCHAL, EM. 43.
 MARTENS, P. 448, 466.
 MARTENS, G. v. 213, 260.
 Mathematics (WEINBERG) 360-364; 440-446.
 MATHER, K. 22, 43, 459, 466.
 MATSUURA H. 495, 503.
Matthiola 43.
 MEIROWSKY 436, 438, 439, 439.
 MENDEL, G. 305, 306, 314, 366, 438.
 METZ, C. W. 452, 466.
 MIDDELBURG, H. A. 144.
 MILLARDET, M. 525, 531, 541.
 MILLER, N. 435, 436, 438, 439, 439.
 MIYAJI, Y. 43.
 MIYAKE, K. 204, 213, 214, 216, 227, 228, 260.
 Modification (*Drosophila*) 487, 488.
 MOLL, A. 434.
 MOREAU, F. 315, 320.
 MORUZI, C. 315, 320.
 MULLER, H. J. 44, 112, 143, 506, 508, 512, 514, 516.
Mus musculus 321-359.
Mus wagneri 341, 346.
Muscari 35, 43.
 Mutation (*Drosophila*) 476-494; (*Nicotiana*) 111-152; (rabbits) 88.
 NAWASCHIN, M. 2, 3, 6, 31, 42, 44.
 NEMEC, B. 450, 466.
Neurospora 320.
Neurospora crassa 315-320.
Neurospora sitophila 315.
Neurospora tetrasperma 315, 318.
Nicotiana 143, 144.
Nicotiana tabacum 143.
 NILOV, B. 176.
 NILSSON, E. 260.
 NOACK 160.
 NORTON 192, 211, 214, 216, 218, 224, 225, 226, 260.
 OBERTHÜR, R. 182, 202.
Oenothera 137, 460, 465, 516.
Oenothera Lamarckiana 144.
 OLSON 143.
 OORT, A. J. 395.
 OPPENHEIM 366.
 OREL 386.
 ORENSTEEN, M. M. 62.
 PAINTER, T. S. 28, 44, 506, 507, 508, 509, 511, 514, 516, 517, 520.
 Paralysis a. muscular atrophy (SANDERS) 365-368.
 PATTERSON, J. T. 506, 509, 511, 514, 517.
 PERCIVAL, J. 27, 44.
 PETRI 392.
 PETROV 537, 541.
 PEZARD, A. 403.
Pharbitis Nil 467-475.
Phaseolus 259.
Phaseolus multiflorus 261.
Phaseolus vulgaris 45-76, 177-294, 259, 260, 261, 262, 297-314.
 Phylogeny (*Plantago*) 27, 37.
Phyteuma 39.
Phytophthora 172.
 PICTET, A. 77-110.
Pisum 521, 523.
Pisum sativum 250.
Plantaginaceae 1-44.
Plantaginella 11.
Plantago acanthophylla 4.
Plantago albicans 5, 26.
Plantago alpina 4, 12, 13, 18, 31, 33.
Plantago amplexicaulis 5, 6, 15, 24, 25, 29, 33.
Plantago arborescens 5, 20, 26, 27, 34, 37.
Plantago arenaria 5, 20, 24, 25, 34, 36.
Plantago argentea 5, 14, 15, 17, 33.
Plantago aristata 26, 28, 29, 30, 36.
Plantago asiatica 26.
Plantago Bauphula 15.
Plantago Brillardii 5, 17, 18, 19, 26, 29, 30, 34.
Plantago Brownii 4, 11, 12, 23, 24, 25, 26, 31, 34.
Plantago Camischatka 4, 8, 10, 11, 24, 25, 27, 33.
Plantago Candollei 5, 26, 27.
Plantago carinata 4, 12, 13, 18, 33.
Plantago cornuti 4, 11, 25.
Plantago coronopus 4, 12, 13, 18, 23, 24, 25, 29, 30, 33, 35.
Plantago crassifolia 4, 12, 13, 18, 33.
Plantago Cretica 5, 26.
Plantago Cynops 5, 20, 26, 34, 36, 37.
Plantago depressa 4, 10, 11, 33.
Plantago fuscescens 5, 7, 16, 17, 23, 24, 25, 32, 33.
Plantago gentianoides 5, 17, 19, 27, 33, 37.
Plantago hirtella 5, 17, 18, 19, 26, 33.
Plantago indica 5, 20, 34.

- Plantago japonica* 4, 8, 9, 14, 18, 25, 26, 31, 32, 33.
Plantago japonica polystachya 10.
Plantago lagocephala 5, 17, 34.
Plantago Lagopus 5, 14, 15, 26, 29, 33.
Plantago lanceolata 4, 14, 15, 24, 25, 27, 29, 33, 36.
Plantago lanceolata albissima 4, 5, 14, 15, 31.
Plantago lanceolata d'Urvilleana 5.
Plantago Lusitanica 5, 14, 15, 29, 33, 36.
Plantago major 2, 4, 8, 9, 10, 24, 25, 27, 29, 33, 34, 36, 41.
Plantago major asiatica 4, 8, 9, 25, 33.
Plantago major monstrosa 4, 8, 9, 33.
Plantago major purpurascens 4, 8, 9.
Plantago major purpurea 8, 33.
Plantago maritima 4, 25, 26, 31.
Plantago maxima 10.
Plantago media 4, 10, 11, 26, 31, 32, 33, 34, 36.
Plantago montana 5, 15, 16, 33.
Plantago nivalis 5, 15, 16, 23, 24, 25, 33.
Plantago ovata 5, 17, 18, 19, 24, 25, 26, 29, 30, 33, 36.
Plantago palmata 27, 31.
Plantago Patagonica 5, 17, 18, 19, 26, 33, 36.
Plantago Psyllium 5, 7, 20, 34, 36.
Plantago Raoultii 5, 17, 18, 19, 27, 31, 32, 33, 37.
Plantago rubra 27.
Plantago salina 15.
Plantago saxatilis 5, 16, 33, 36.
Plantago sericea 5.
Plantago serpentina 4, 12, 13, 18, 33.
Plantago serraria 4, 12, 29, 30.
Plantago tibetica 4, 8, 9, 27, 33, 37.
Plantago tomentosa 5, 17, 18, 19, 26, 31, 33.
Plantago virginica 26.
Plantago Webbii 26.
Pleurotus ostreatus 398, 400.
 PLOUGH, H. H. 476, 477, 478, 479, 480, 482, 483, 485, 487, 488, 490, 492, 493, 494.
Plumbaginaceae 39, 40.
 POLAK DANIELS, A. 365, 366.
Polygonaceae 35, 43.
 Polyploid hybrids in *Fraxia* (FEDOROVA) 524-541.
Polyporus ostreiformis 389.
Polystictus hirsutus 389.
 PRAKKEN, R. 177-294.
 PRANTL 4, 8, 17, 18, 19, 20, 39, 41, 43.
Primula 14, 42, 537.
Primulaceae 39, 40.
 PRINZING 381.
 PUNNETT, R. C. 433.
Raphanus sativus L. × *Brassica oleracea* 529.
 RASMUSSEN 250.
 RATHLEF, H. v. 153-176.
 RIDGWAY 182, 183, 202.
 RIZZOLI, F. 436, 438, 439, 439.
 ROBERTSON, W. R. B. 7, 44.
 ROKITSKY, P. T. 476, 494.
 RÖMER, L. S. A. M. v. 406, 407, 408, 434.
Rosa 43.
 ROSANOVA, M. A. 540.
 ROSENBERG, O. 30, 44, 529.
 RÜDIN 444.
 RYBIN, V. 164, 173, 176.
 SALAMAN 162, 163, 164, 165, 166.
 SAND, KNUD 403.
 SANDERS, J. 365-368, 369-381, 401-434, 435-439.
Sarcophilus 465.
Sarcophilus ursinus 452.
 SAX, K. 27, 44.
 SCHAEDE, R. 460, 466.
 SCHICK, R. 521, 522, 523.
 SCHIFFER 502.
 SCHULTZ, H. 446.
 SCHULTZ, J. 509, 516.
 SCHWARZ, O. 403, 434.
Scilla sibirica 448.
Scrophulariaceae 39, 40.
 Selfed lines in *Phaseolus* (FRETS a. WANROOY) 45-76.
 SEREBROWSKY, A. S. 512, 517.
 Sexuality in *Leucites* (VANDENDRIES) 389-400.
 SHAPIRO, N. T. 476, 493.
 SHAW 192, 211, 214, 216, 218, 224, 225, 226, 260.
 SHULL, G. 180, 185, 199, 218, 219, 222, 224, 261.
 SIDOROFF, B. N. 476, 493.
 SIEBENECK, H. 153, 154.
 SIEMENS, H. W. 435.
Silene 42.
 SINNOTT, E. W. 308, 314.
 SINOTO, Y. 2, 8, 9, 25, 44.
 SIRKS, M. J. 162, 163, 166, 167, 176, 201, 202, 250, 261, 307, 308, 309, 314.
 SMITH, T. 476, 478, 479, 493.
Solanaceae 39, 40.
Solanum andigenum 153-176.
Solanum andigenum f. *Cai-ceda* 164.
Solanum lycopersicum 537.
Solanum Rybinii f. *Naranjito* 161.
Solanum tuberosum 174, 175.
 SOLMS-LAUBACH, H. 531, 541.
 SPICKERNAGEL 436, 438.
 SPILLMAN 218, 222, 224, 225, 226, 227, 228.
 STADLER, L. J. 143, 144.
 STEIN, E. 114, 144.
 STEINACH, E. 403, 434.
 STEINMETZ, F. H. 213, 261.
Stenobothrus lineatus 465.
Stenobothrus parallelus 458.
 STERN, C. 484, 506, 517.
 STONE, I. H. A. 459, 466.
 STONE, W. 506-520.
 STRASBURGER 234, 261.
 STURBIL, H. 114, 115, 144, 521, 522, 523.
 SUCHF, M. 517.
 SUGIMOTO, T. 461, 466.
 SUMNER, F. B. 331, 334, 347.
 SVESHNIKOVA, I. N. 35, 44.
 Symbolization of genes (WELLENSIFK) 521-523.
 TABUCHI, K. 260.
 TAMMES, T. 305, 306, 314.
 TAVČAR, A. 59, 60, 62, 307, 314.
 TAYLOR, W. R. 2, 6, 44.
Tettigidae 44.
 TJEBS, K. 201, 213, 214, 215, 216, 217, 244, 245, 261, 262.
 TOCHER, J. F. 58, 59, 60, 62.
 TOLLENAAR, D. 111-152.
 TRACY, W. W. 213, 262.
Tradescantia virginiana 465.
Triticum 27, 43, 134, 465.
Triticum × *Aegilops* 460.
 TRON, E. J. 2, 43.
 TSCHERMAK, E. v. 199, 213, 218, 219, 220, 221, 222, 224, 244, 245, 262, 306, 307, 309, 314.
Tubiflorae 1.
 Twins, homosexual (SANDERS) 401-434.

- | | | |
|---|---|---|
| VALLEJO, S P 153, 175. | WASSERMANN, F 460, 466 | WINGF, O 45, 46, 451, 466 |
| VANDENDRIES, R 389-400 | WEINBERG, W 360-364, 382-388, 440-446 | <i>Wistaria</i> 14 |
| VANQUICKELBERGHE 400 | WEIDON 304 | WOLDA 496. |
| <i>Vallhermsia</i> 44 | WELLENSEK, S J. 231, 250, 262, 495-505, 521-523 | WOLF, W. 408, 434. |
| <i>Veronica</i> 39 | WERNHAM, H P 39, 44. | WOYCICKI, S. 252, 268. |
| VERSCHUER, v 360, 377, 440 | WESTERGAARD 440 | WRIEDT, C 342, 347. |
| VISQUE, M 39, 44 | WESTPHAL 434 | X rays (<i>Nicotiana</i>) 113. |
| <i>Vicia</i> 35, 44, 449 | WHITE, O E 117, 121, 135, 144 | YARNELL, S 525, 527, 531, 537, 538, 541 |
| <i>Vicia Faba</i> 250, 261, 314, 455, 456, 459. | WILLIAMSON, H S 319, 320 | YASUI, K 467, 475 |
| <i>Viola</i> 28, 42, 43 | WILLINGTON 8, 33 | ZACHMEISTER 160 |
| VRIES, H DE 137, 144 | WILLIS 35, 37, 38 | <i>Zea</i> 134 |
| WALDO, G 527, 531, 541 | WILSON, E B 28, 44, 452, 461, 462, 466 | <i>Zea Mays</i> 28 |
| WANROOY, G 45-76, 297-314 | | |
-

I. A. R. I. 75.

IMPERIAL AGRICULTURAL RESEARCH
INSTITUTE LIBRARY
NEW DELHI.

[illegible]